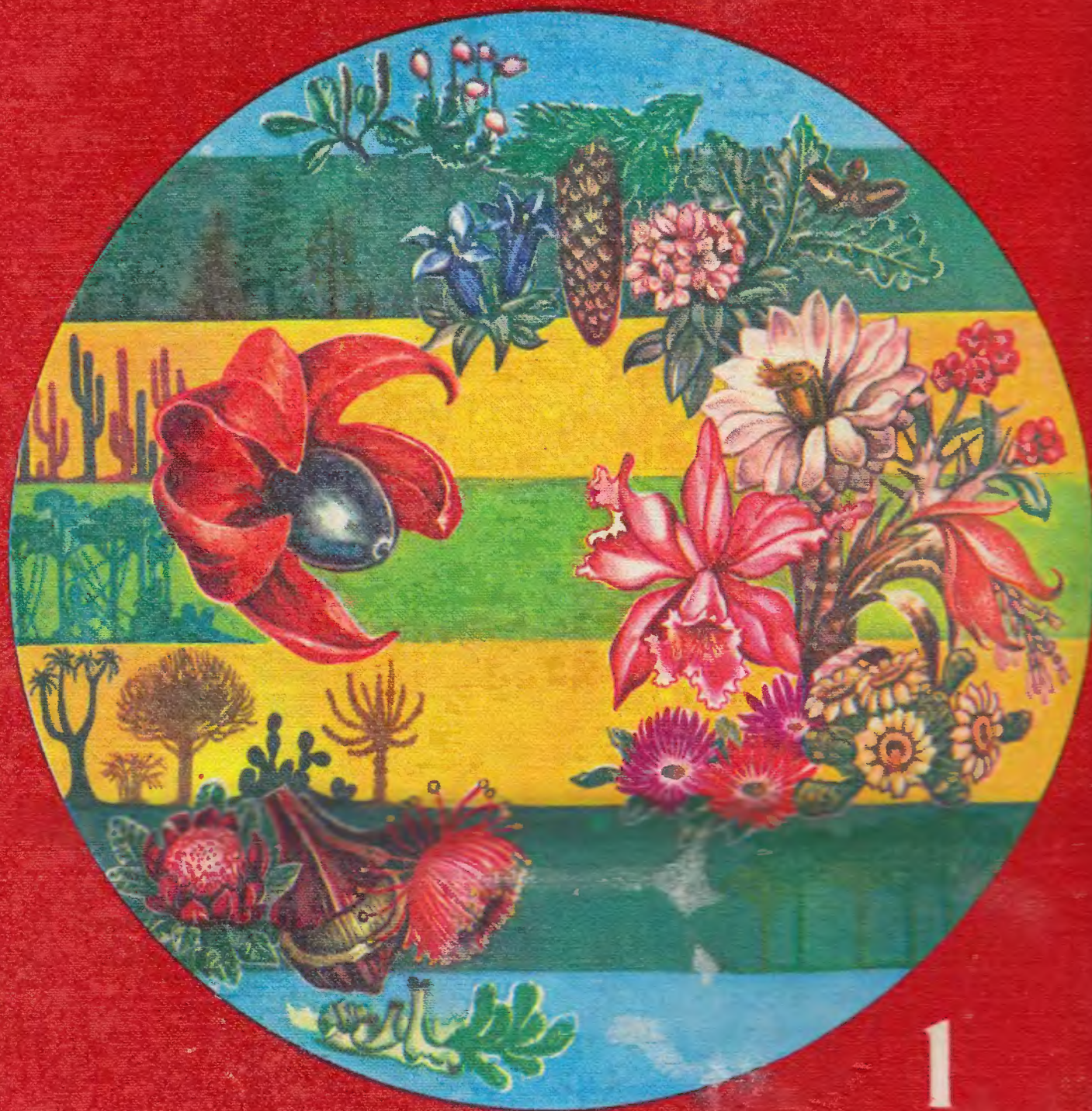


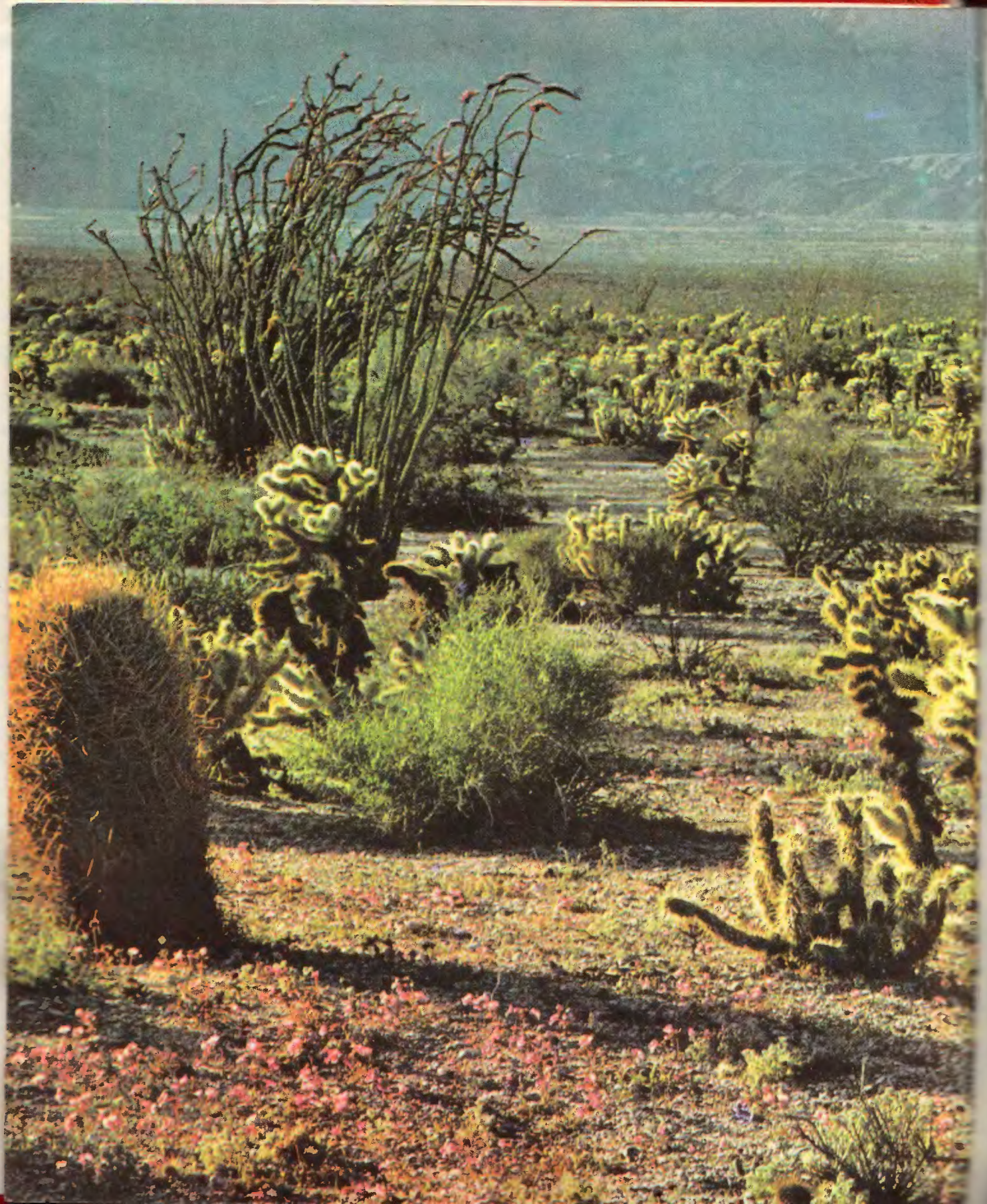
# 1 РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР ЗЕМЛИ



РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР ЗЕМЛИ











# Pflanzenwelt der Erde

Von einem Autorenkollektiv  
unter Leitung von Prof. Dr. Franz Fukarek

Urania – Verlag  
Leipzig · Jena · Berlin



# РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР ЗЕМЛИ

под редакцией Ф. ФУКАРЕКА

В двух томах

**1**

Перевод с немецкого и предисловие  
канд. биол. наук А. Н. СЛАДКОВА

МОСКВА «МИР» 1982



ББК 28.58  
P24  
УДК 581.5

Авторы: **Ф. Фукарек, Г. Мюллер, Р. Шустер**

P24. **Растительный мир Земли: В 2-х томах; Пер. с нем./Под ред. Ф. Фукарека; Перевод и предисл. Сладкова А. Н. — М.: Мир, 1982. — Т.1 — 136 с., ил.**

Коллективный труд ученых-ботаников из ГДР, продолжающий серию книг о природе Земли.

В русском переводе книга выпускается в двух томах. В первом томе приводятся основные понятия о видах и ареалах растений, рассказывается о воздействии климата, воды, ветра и почв на их распространение.

Книга богато иллюстрирована цветными фотографиями, рисунками, схемами и картами.

Рассчитана на читателей, интересующихся природой родной планеты.

Р	<b>21006—158</b>	<b>158—82, ч. 1</b>	<b>2004000000</b>	<b>ББК 28.58</b>
	<b>041(01)—82</b>			

*Редакция научно-популярной  
и научно-фантастической литературы*

**ФРАНЦ ФУКАРЕК, ГЕРД МЮЛЛЕР, РОЛАНД ШУСТЕР**  
**Растительный мир Земли, т. 1**

Старший научный редактор И. Я. Хидекель  
Младший научный редактор М. А. Харузина  
Художник А. Ф. Сергеев  
Художественный редактор Л. Е. Безрученков  
Технические редакторы Н. Б. Панфилова, М. А. Страшнова  
Корректор В. И. Постнова

**ИБ № 3099**

Сдано в набор 22.05.81.  
Подписано к печати 27.10.81.  
Формат бумаги 84 × 100 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Бумага офсетная №-1.  
Гарнитура таймс. Печать офсетная.  
Объем 4,25 бум. л. Усл. печ. л. 13,26. Усл. кр.-отт. 54,52.  
Уч.-изд. л. 16,04. Изд. № 12 / 1270.  
Тираж 100 000 экз. Зак. 370. Цена 2 р. 50 к.

**ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»**  
Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома  
при Государственном комитете СССР по делам  
издательств, полиграфии и книжной торговли.  
150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.

© Urania – Verlag Leipzig – Jena – Berlin, 1. Aufl. 1979

© Перевод на русский язык, «Мир», 1982



# От переводчика

Сегодня охрана окружающей природной среды — одна из важнейших задач, стоящих перед человечеством. Для решения проблемы во всех ее многообразных аспектах требуется проведение не только общегосударственных, но и международных мероприятий, предполагающих сотрудничество в этой области практически всех государств Земли. Естественно, сразу же возникает ряд вопросов. Что, собственно, следует охранять? Почему именно в настоящее время проблема стала столь насущной? И от кого охранять? Или — от чего?

На эти вопросы отвечают результаты множества исследований — как тех, которые проводились ранее, так и новейших, осуществляемых в последние десятилетия. Охране подлежат все: недра, воды, атмосфера, почвы и, конечно же, растительный и животный мир нашей планеты.

Обычное деление природных ресурсов на неисчерпаемые и исчерпаемые, а последних — на невозобновляющиеся и возобновляющиеся весьма условно. Что касается так называемых неисчерпаемых природных ресурсов, то скажем здесь несколько слов лишь об атмосферном воздухе и о воде. В самом деле, трудно предположить возможность исчезновения атмосферы, но ее состав, несмотря на относительно постоянное соотношение основных компонентов, не всюду и не всегда одинаков. И нередко даже, казалось бы, совсем незначительные изменения их содержания, не говоря уже о появлении примесей в виде газообразных или взвешенных в воздухе веществ, вызывают серьезные последствия. Запасы воды тоже представляются нам безграничными, но следует помнить, что в основном — это соленые воды океанов и морей, а пресная (и особенно пригодная для питья) вода во многих районах земного шара дефицитна. И если из исчерпаемых природных ресурсов основную массу полезных ископаемых, хранящихся в недрах Земли, действительно следует считать невозобновляющейся, то растительный и животный мир можно признать лишь относительно возобновляющимся. Достаточно сказать, что уже в сравнительно недавнее время представители многих видов растений и животных полностью вымерли, и эти виды теперь безвозвратно утеряны.

Вместе с тем хорошо известно, что за сотни миллионов лет развития живых организмов на нашей планете вымирали все особи не только множества видов или родов, но и таксонов значительно более высоких рангов, происходили смены флор и фаун, а следовательно, и сообществ растений и животных. Однако никто не сетует на то, что в те далекие времена некому было охранять природу: тогда не от кого было ее охранять. Возможность возникновения так называемого антропогенного воздействия (или даже антропогенного давления) на природу появилась, по-видимому, около двух миллионов лет назад, в начале эпохи раннего палеолита, когда от животных предков произошел человек. Но еще сотни тысяч лет эта возможность практически не реализовалась, так как древние люди были охотниками и собирателями. Переход людей от кочевого образа жизни к оседлости происходил в позднем палеолите, а для неолита (примерно с 9—7-го тысячелетий до н. э.) наряду с охотой и собирательством уже были характерны скотоводство и земледелие.

Влияние хозяйственной деятельности человека на окружающую его природную среду тогда было еще незначительным, но затем оно проявлялось все



сильнее (правда, несинхронно в разных районах земного шара и с разной интенсивностью). Со временем менялся облик огромных территорий, природные ландшафты сменялись окультуренными; все большие площади застраивались жильем, а затем промышленными и другими сооружениями, все более густой становилась дорожная сеть и т. д. С особой силой это проявляется в наше время, нередко называемое временем, или эпохой, научно-технической революции. С одной стороны, научно-техническая революция открыла перед человеком колоссальные возможности и еще более грандиозные перспективы использования природных ресурсов, а с другой — она нередко отрицательно влияет не только на формировавшиеся в течение многих тысячелетий (и сотен тысяч лет) природные ландшафты, но в значительной мере и на окультуренные, и даже на условия жизни и здоровье самих людей. Все это позволяет исследователям проблем охраны природы утверждать, что биосфера породила своего антагониста — техносферу.

Воздействие хозяйственной деятельности человека на природу многообразно, но в этом кратком введении нет ни возможности, ни необходимости рассматривать все его проявления. Упомянем лишь очень немногие. Сейчас особую тревогу вызывает загрязнение (в самом широком смысле слова) окружающей среды. В настоящее время промышленные предприятия в огромных количествах производят множество самых разных веществ, одни из них человек использует для своих нужд, другие появляются как отходы производства. Этих веществ природа прежде не знала, что в известной степени и обуславливает их стойкость. Если они попадают в воду или в атмосферу, то могут быть перенесены на большие расстояния. Некоторые из них либо сразу, либо по мере постепенного накопления (в почве, воздухе, воде, в клетках животных и растений и т. д.) в определенных концентрациях могут оказаться ядовитыми для живых существ, у которых в процессе эволюции, естественно, не выработалась способность противостоять отравлению не существовавшими ранее веществами.

Давно известны примеры дальнего (даже с одного континента на другой) преднамеренного, но чаще случайного заноса человеком растений и животных и последующего их расселения на новых для них территориях. С развитием транспортных средств и интенсификацией перевозок возможности такого расселения, в первую очередь непреднамеренного, сильно возросли. Хозяйственное освоение новых территорий неизбежно приводит к нарушению естественных ландшафтов, сокращению ареалов обитавших там видов и широкому распространению сопутствующих человеку животных и растений. При этом речь идет не о культивируемых, а о самостоятельно существующих организмах, например, о сорняках и рудеральных (мусорных) растениях. В итоге происходит обеднение флор и фаун, некоторая их нивелировка, а также трансформация сообществ живых организмов. Имеются обширные сведения о нежелательных изменениях природных ландшафтов в результате осушения болот, сооружения плотин и неизбежно связанного с этим затопления участков суши, сведения лесов и т. п.

Таким образом, как ни печально, приходится признать, что человек вынужден охранять природу от самого себя, вернее, от нежелательных последствий своих хозяйственных мероприятий. Но охранять — вовсе не значит оставлять все в полной неприкосновенности. Да это просто и невозможно. Музеи, бесспорно, необходимы как научные и научно-просветительные учреждения, необходимы и «музеи природы» — заповедники, заказники, национальные парки и т. п., но человек не может жить в музее, поскольку своей деятельностью он неизбежно влияет на все, что его окружает.

Для того чтобы неизбежное воздействие человека на природу было для него благоприятным и планомерным, не приводило бы к нежелательным последствиям, необходимо знать законы становления, существования и развития всего сложнейшего комплекса живых и неживых объектов, который мы и подразумеваем,



говоря об окружающей нас природе. И это вовсе не должно быть привилегией специалистов; знать основные из этих законов обязан каждый образованный человек.

По-видимому, не будет преувеличением, если, говоря о природоохранных мероприятиях, из всех многочисленных и взаимосвязанных компонентов природы на первое место мы поставим растительный мир Земли. В самом деле, своим происхождением свободный кислород атмосферы обязан фотосинтезирующим растениям; они же — прямо или опосредованно — служат пищей всем гетеротрофным организмам; становление и существование почв нельзя представить себе без участия растений; биологическое очищение рек, озер, морей и океанов также немисливо без их участия; от характера и состояния растительного покрова зависит водный режим практически всех ландшафтов земной суши; растительные сообщества служат местобитаниями большинства животных... И это далеко не полный перечень. Иными словами, охраняя растительный мир, мы тем самым проявим заботу и о других компонентах природной среды, что, естественно, отнюдь не исключает проведения специальных мероприятий для их охраны.

Коллектив авторов — ботаников ГДР поставил перед собой задачу познакомить читателя, причем не только специалиста, с растительным миром Земли. В русском переводе книга выпускается в двух томах. В первом затронуто множество вопросов, начиная с выхода растений из океана на сушу и их расселения здесь до характеристики флористических царств Земли и растительных зон. Авторы не обошли своим вниманием проблему взаимоотношений животных и растений, рассказали о теории расхождения материков, о влиянии хозяйственной деятельности человека на растительный мир Земли и о многом другом.

Второй том посвящен подробному описанию флор и растительных зон (пустынь и полупустынь, лесов, арктической тундры); в нем рассказывается также о растительном мире океанов и морей.

В целом предлагаемая книга, продолжающая серию книг авторов ГДР о природе (Зедлаг У. Животный мир Земли: Пер. с нем. — М.: Мир, 1975 и Плоды Земли: Пер. с нем. — М.: Мир, 1979), знакомит читателей с интересными и полезными сведениями из области не только ботаники, но и геологии, геоморфологии, палеогеографии, климатологии и других разделов естественных наук. Она богато иллюстрирована цветными рисунками, картами, схемами, диаграммами и фотоснимками, что делает ее еще более содержательной.

А. Сладков







# Наша зеленая планета

Давно известно, что свет, доходящий до нас от некоторых планет нашей Солнечной системы, имеет разную окраску. Венера излучает своеобразный белый свет, а Марс, напротив, заметен благодаря своей красноватой окраске. Но лишь совсем недавно мы узнали, какого цвета наша собственная планета — Земля, если на нее смотреть из космоса; оказывается, она голубоватая. Такая окраска объясняется особенностями атмосферы, окружающей Землю.

Но Землю можно было бы назвать «голубой планетой» и по иной причине. Космические исследования позволили собрать разнообразные сведения и о других планетах Солнечной системы. Как было установлено, ни на одной из них нет свободной воды. Правда, в отношении Марса этот вопрос, возможно, решен не окончательно, но все же бесспорно, что по крайней мере в том количестве, о котором стоило бы упоминать, воды на этом небесном теле нет. Таким образом, лишь на Земле есть моря, реки и озера. Воспользовавшись любым справочником, можно узнать, что из примерно 510 млн. км<sup>2</sup>, составляющих поверхность Земли, на долю морей приходится не менее 359 млн. км<sup>2</sup>; еще 2—3 млн. км<sup>2</sup> составляет общая поверхность пресных вод. Следовательно, в целом около 71% всей поверхности Земли покрыто водой. Но поскольку голубой цвет — это одновременно и цвет воды, то и с этой точки зрения Землю можно назвать «голубой планетой».

Что же дает нам право говорить о Земле как «о зеленой планете»?

Насколько известно, Земля — вне всякого сомнения, единственное небесное тело Солнечной системы, на котором развилась жизнь. Эта жизнь неразрывно связана с фотосинтезом зеленых растений. А это значит, что такие растения могут с помощью зеленого пигмента — хлорофилла — воспринимать световую энергию Солнца, поглощать ее и превращать в химическую энергию. Этот сложный биохимический процесс, в результате которого создается органическое вещество, продолжает играть важнейшую роль в обеспечении жизни на Земле. Правда, хлоропласты зеленых водорослей и высших растений в числе ассимили-

рующих пигментов содержат не только хлорофилл, но целый ряд других пигментов, и имеются группы водорослей (в частности, сине-зеленые, бурые и красные), у которых иные пигменты количественно преобладают. Но если рассматривать растительный мир в целом, хлорофилл имеет неизмеримо большее значение.

Почти все другие организмы (не считая немногих хемосинтезирующих), у которых нет ассимилирующих пигментов и которые поэтому не способны осуществлять фотосинтез, прямо или опосредованно зависят от веществ, вырабатываемых зелеными растениями. В этом отношении и человек не представляет собой исключения.

Даже воздух, которым мы дышим и который считаем чем-то само собой разумеющимся, тоже создан зелеными растениями. Известно, что атмосфера Земли изначально имела иной состав, чем в настоящее время, и, главное, она не содержала кислорода. А кислород, без которого жизнь во всем ее нынешнем многообразии была бы невозможна, образуется при фотосинтезе как его «побочный продукт». Согласно современным представлениям, фотосинтез начал осуществляться, вероятно, уже свыше 3,4 млрд. лет назад, притом в море. Но еще очень долгое время кислород в атмосферу не поступал: его «круговорот» практически был как бы замкнут внутри моря, ибо кислород, возникавший в процессе фотосинтеза, по-видимому, сразу окислялся связанным сульфитом и двухвалентным железом. Примерно 2,3 млрд. лет назад двухвалентное железо моря подверглось окислению, и с тех пор свободный кислород мог выделяться в атмосферу<sup>1</sup>. Но еще почти 1,5 млрд. лет растения и животные жили только в воде. Когда менее чем 500 млн. лет назад зеленые растения смогли завоевать сушу, в атмосфере, очевидно, уже было достаточно кислорода, чтобы не препятствовать этому «выходу растений на сушу». Не вызывает сомнения, что это послужило одной, если не единственной, существенной пред-

<sup>1</sup> Согласно гипотезе советского ученого О. Г. Сорохтина, значительную (если не основную) часть имеющегося сейчас в атмосфере Земли свободного кислорода составляет кислород, поступивший и продолжающий поступать в атмосферу из земных недр. Это связано с процессами формирования ядра и мантии земного шара. — *Здесь и далее прим. перев.*



посылкой того, что заселение суши растениями вообще могло произойти.

О расселении растений на суше, о разнообразных изменениях растительного мира и его развития, которое совершалось на протяжении геологических периодов, мы расскажем ниже (см. стр. 58).

Ныне бóльшая часть поверхности материков Земли одета сплошным зеленым растительным покровом. Исключение составляют ледяные пустыни внутренних территорий Антарктического континента, Гренландии и еще некоторых высокоширотных арктических областей, а также самые высокие районы горных массивов и сухие пустыни. Эти пространства либо представляют собой голые поверхности горных пород, либо там господствуют ледники, или глетчеры. Здесь границы распространения растительного покрова определяются двумя весьма различными факторами — холодом и сухостью. Но даже во многих из таких «пустынь» все-таки можно встретить растительные организмы. На полярных глетчерах и во льдах высокогорий встречаются — иногда довольно обильно — разные водоросли, образующие в совокупности приспособившуюся к таким экстремальным условиям «криофлору». Только мощные ледники внутренних районов Антарктиды и Гренландии свободны от растительных организмов. Во всех же остальных случаях растения обнаруживают поразительную способность приспосабливаться к самым разнообразным условиям внешней среды. Так, например, в северном полушарии свыше 110 видов цветковых растений живут севернее 80-й параллели. Довольно невзрачное

*Цветущая пустыня в Калифорнии.*

*После редко выпадающих дождей однолетние растения покрывают почву цветущим ковром.*



растение ясколка альпийская (*Cerastium alpinum*) было найдено даже на острове Локвуд<sup>1</sup> — «рекорд» распространения на север цветкового растения! Мхи, лишайники и некоторые водоросли заходят на север так же далеко, а немногие из них и того дальше.

Сходные условия встречаются и в высокогорьях, где высотные границы обычно оказываются и границами температурными. И здесь на очень больших высотах хорошо растут даже цветковые растения. В высокогорьях, расположенных севернее и южнее экватора, на высоте 5000 м встречается немало цветковых растений. Правда, выше 6000 м до сих пор обнаружены лишь немногие из них, в частности три вида эдельвейса на Джомолунгме на высоте почти 6100 м и там же — мелкое подушкообразное растение песчанка моховидная (*Arenaria musciformis*) даже на высоте 6218 м. Некоторые лишайники и водоросли, по-видимому, могут развиваться на еще больших высотах.

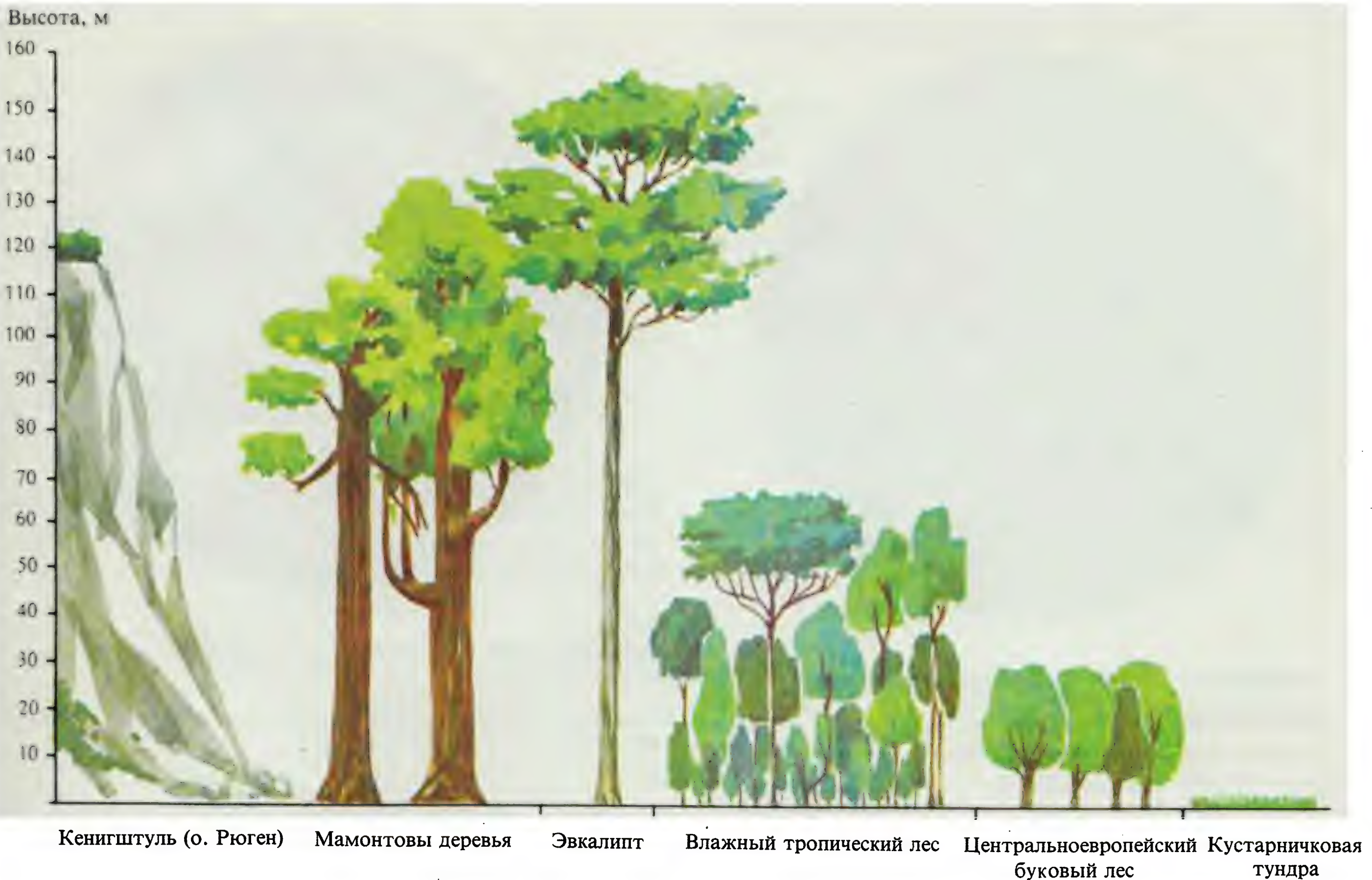
То, что обычно представляют себе, говоря о пустынях, — это так называемые сухие пустыни. Но они вовсе не настолько непригодны для жизни растений, как нередко полагают (см. т. 2). Как известно, здесь вода оказывается фактором, препятствующим образованию постоянного и сомкнутого покрова. Однако и в таких пустынях растут отдельные растения, способные существовать благодаря тому, что их корневые системы проникают на очень большие глубины, или благодаря другим приспособлениям. К их числу принадлежит вельвичия удивительная, растущая в пустыне Намиб (см. фото на стр. 16). С другой стороны, сразу после дождя здесь развивается недолговечный, но поразительно пышный растительный покров, который на время превращает пустыню в цветущий сад (см. фото слева).

Даже если мы не примем во внимание районы с экстремальными условиями существования и будем иметь в виду лишь области с сомкнутым растительным покровом, занимающие подавляющую часть поверхности суши, то увидим, что занимаемое растениями пространство — фитосфера — окружает Землю удивительно тонким слоем.

Как известно, наиболее бурно растения развиваются в тропических лесах. Здесь растительный слой достигает в высоту 50 м, а отдельные деревья даже поднимаются над ним на 20–30 м. Еще бóльшую высоту, 80–90 м, имеют леса из знаменитых мамонтовых деревьев, растущих на западе Северной Америки; отдельные их экземпляры достигают 100 м и более. Самое высокое из точно измеренных гигантских мамонтовых деревьев оказалось 115-метровым, а высота одного экземпляра, как утверждают, составляет

<sup>1</sup> Локвуд — небольшой остров у северного берега Гренландии (83°24' с. ш. и 39°30' з.д.).





Соотношения размеров в фитосфере (Кёнигштуль — меловой обрыв на северо-восточном берегу острова Рюген)

142 м! Но последнее указание оспаривается, так же как и то, что якобы самое высокое дерево вообще — экземпляр одного из видов эвкалипта (*Eucalyptus amygdalina*), растущего в Австралии: по некоторым сообщениям, высота его достигает 150—155 м. Однако при рассмотрении мощности растительного слоя эти крайние величины, сколь бы внушительными они ни казались, серьезного значения не имеют. Они лишь помогают составить представление о верхней границе жизненного пространства растений. В большинстве же других областей Земли мощность растительного слоя значительно меньше. Среднеевропейские леса редко бывают более 40 м в высоту, обычно кроны деревьев здесь поднимаются до 25—35 м. По мере удаления к северу, а также в высоко расположенных горных районах растительный покров становится все более низкорослым и в конце концов достигает в высоту нескольких дециметров и даже сантиметров.

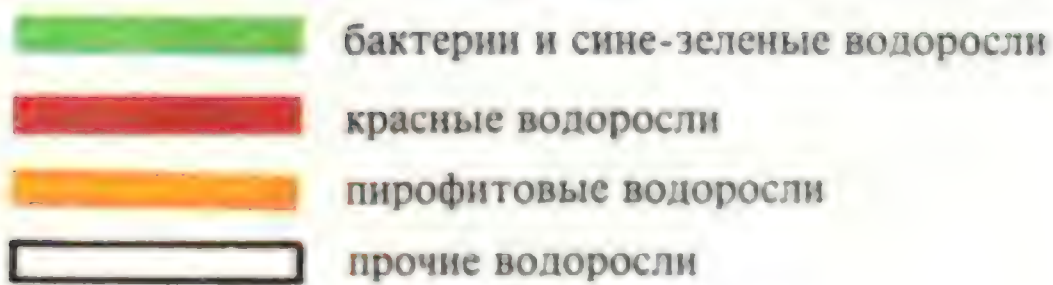
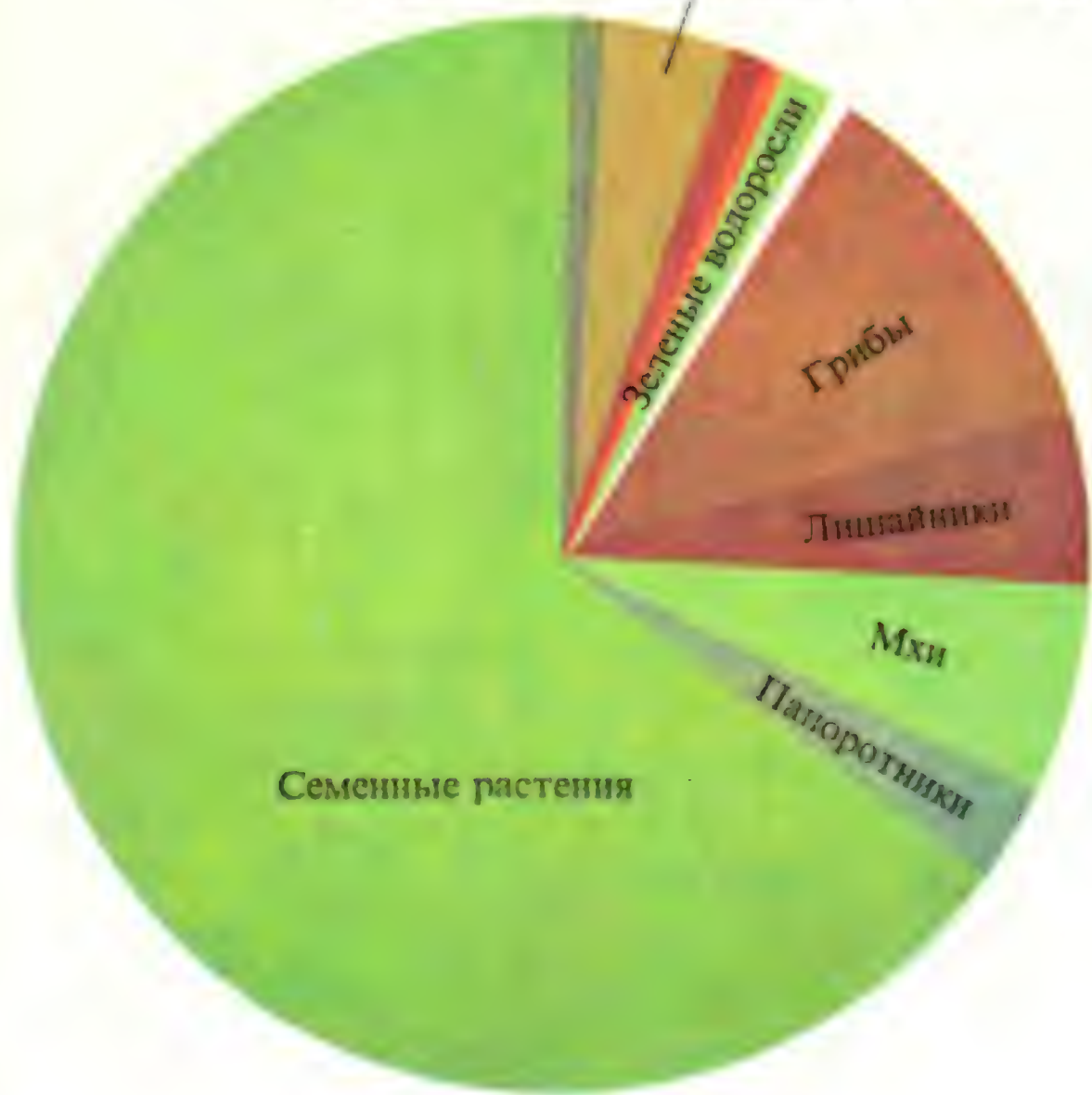
Правда, мелкие, часто микроскопически мелкие растения, а также пыльцевые зерна, обеспечивающие

опыление, и споры, предназначенные для расселения растений, воздушными течениями могут быть занесены на высоту в несколько тысяч метров. Однако это пространство нельзя считать фитосферой в собственном смысле слова, поскольку оно используется растениями не для жизни, а только для перемещения.

Лишь немногим больше толщина слоя морской воды, в котором обитают автотрофные фотосинтезирующие организмы, то есть растения, использующие свет в качестве источника энергии для создания из простых неорганических веществ тех сложных органических соединений, из которых они построены. Как прикрепленные к субстрату водоросли, так и взвешенные в воде планктонные формы даже в прозрачных водах, например в Средиземном море, существуют до глубины чуть более 100 м, ибо быстро убывающая с глубиной освещенность неизбежно ограничивает возможность фотосинтеза. Лишь в крайне редких случаях автотрофные растения могут встречаться на еще больших глубинах (до 200 м). Основная масса растительного планктона в Мировом океане живет в верхнем 50-метровом слое воды и часто бывает сосредоточена на самом верху, в слое, достигающем

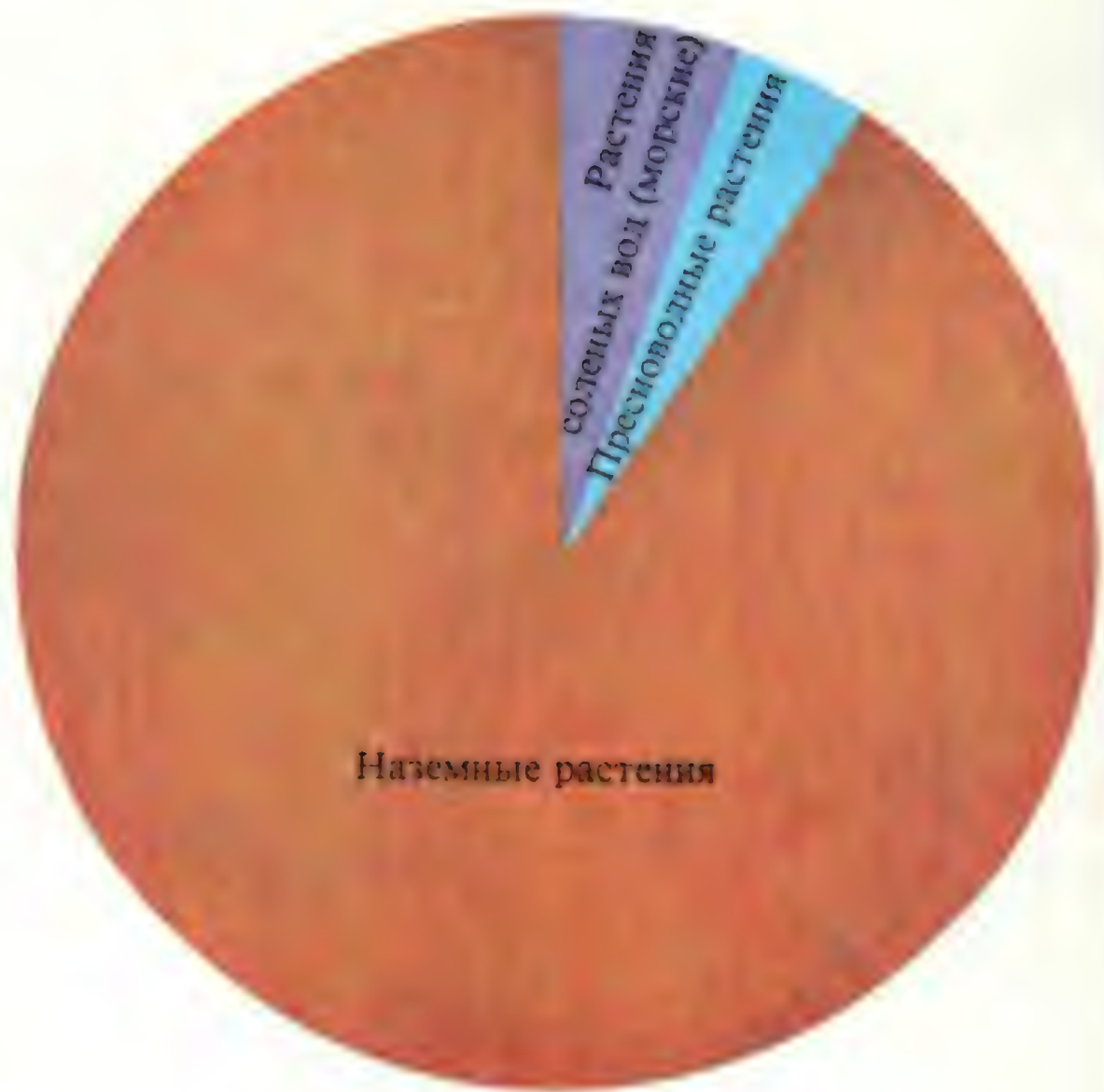


Бурые, диатомовые и золотистые водоросли



примерно 20 м. На глубинах свыше 200 м ассимилирующих растений нет. Правда, водоросли, имеющие ассимиляционные пигменты, иногда обнаруживаются даже на глубинах 5000—6000 м. Но в большинстве случаев это, вероятно, затонувшие экземпляры или формы, которые могут питаться и гетеротрофно — иными словами, они довольствуются органическими веществами, «опускающимися» из освещенных верхних слоев воды. Гетеротрофные организмы были обнаружены даже на самых больших океанских глубинах, например, живые бактерии — на глубине 10 400 м.

Если сравнить толщину слоя фитосферы с радиусом Земли, то станет особенно ясно, какой невероятно тонкой зеленой оболочкой одевает нашу планету растительный покров. На суше ее толщина от силы превышает 0,00001 часть земного радиуса; в районах же, где условия для развития растений неблагоприятные, она уменьшается до 0,00000001 — 0,00000002 частей! Поясним это нагляднее: на глобусе диаметром 2 м фитосфера, покрывающая сушу, имела бы толщину не больше 15 нм (0,015 мм); в поперечном сечении ее можно было бы рассмотреть лишь с помощью оптического микроскопа. А для обнаружения на таком глобусе толщины растительного покрова безлесных территорий понадобился бы электронный микроскоп.



Соотношение чисел видов основных групп растений в составе мировой флоры (слева)

Соотношение чисел видов морских, пресноводных и наземных растений (справа)

Трудно точно сказать, сколько видов растений входит в состав фитосферы. Это объясняется многими причинами. Прежде всего, до сих пор некоторые регионы Земли исследованы крайне слабо, и в наших знаниях о многих растениях имеются пробелы. Поэтому не удивительно, что ежегодно описывается примерно по 2000 новых для науки видов. Кроме того, точному установлению общего числа видов мешает некоторая неопределенность и расхождения в толковании самого понятия «вид». В результате появляются противоречащие друг другу сведения о числе видов, входящих в состав некоторых групп растений, например грибов: среди последних одни исследователи насчитывают 35 000 видов, а другие 40 000—50 000 и даже более 100 000 видов. Поэтому достоверность приведенных ниже сведений о числе видов в каждой группе растений весьма относительна.

В целом же принято считать, что сейчас на Земле существует примерно 400 000 видов растений. Это число значительно уступает тому, которым характеризуется видовое разнообразие животного мира — ведь одних насекомых насчитывается, вероятно, около миллиона видов! В основных же группах растений содержится примерно следующее число видов.



Бактерии (Bacteriophyta) . . . . .	1200
Сине-зеленые водоросли (Cyanophyta) . . . . .	2000
Золотистые водоросли (Chrysophyta) . . . . .	1000
Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) . . . . .	14 000—16 000
Желто-зеленые водоросли (Xanthophyta) . . . . .	300
Бурые водоросли (Phaeophyta) . . . . .	1500
Красные водоросли (Rhodophyta) . . . . .	3800
Пирофитовые водоросли (Pyrrhophyta) . . . . .	1200
Зеленые водоросли (Chlorophyta) . . . . .	8000
Прочие водоросли (Euglenophyta и др.) . . . . .	1000
Грибы (Mycophyta) . . . . .	40 000—50 000
Лишайники (Lichenes) . . . . .	20 000
Мохообразные (Bryophyta) . . . . .	25 000
Сосудистые споровые (Pteridophyta) . . . . .	11 000
Голосеменные (Gymnospermae) . . . . .	600
Покрытосеменные, или цветковые (Angiospermae)	260 000

Приблизительно 34 000—35 000 видов водорослей, за немногими исключениями, обитают в воде, причем живущие в морской воде составляют примерно 55—60%, а среди этих последних большую

часть — вероятно, 11 000—14 000 видов — составляют диатомовые водоросли. Однако следует подчеркнуть, что приводимые сведения представляют собой весьма грубую оценку числа видов. Насколько нам известно, точных данных пока нет. Остальные группы растений представлены в первую очередь обитателями суши; число видов, относящихся к этим группам и живущих в пресных водах, очень невелико, а обитающих в соленой (морской) воде — вообще ничтожно мало. Так, среди покрытосеменных растений, число видов которых исключительно велико, лишь около 1000 видов живут в пресной воде и только 40 — в морской. Согласно приведенной таблице и помещенным ниже диаграммам, видовое многообразие современной флоры и особенно растительного покрова суши, бесспорно, определяется покрытосеменными растениями: мы живем в эпоху господства цветковых растений. Поэтому в последующих разделах книги речь главным образом будет идти о семенных растениях.

# Ареалы—области обитания растений

Видов растений — особенно семенных — на Земле великое множество, но распространены они по ее поверхности крайне неравномерно. Это сразу обнаруживается при сравнении числа видов, обитающих в разных районах планеты. Наиболее богаты видами тропики. Так, флора Индонезии насчитывает около 45 000 видов, а флора территорий, прилегающих к Амазонке, — по меньшей мере 40 000. По мере удаления от экваториальных областей число видов быстро уменьшается, и уже в субтропических пустынях оно очень невелико. На территории всей Сахары, например, встречается около 1200 видов. Но примыкающие к пустыням районы, занятые жестколистными лесами, снова обнаруживают большое видовое разнообразие: во флоре Средиземноморской области насчитывается по крайней мере 8000 видов, а в Калифорнии — примерно 6000. В умеренных широтах их число снова снижается — от более южных районов к более северным. Флоры таких стран, как Польша, ГДР, ФРГ или Чехословакия, где климатические условия примерно одинаковые, содержат 2200—3100 видов, Норвегии — 2100, во флоре Гренландии примерно 400, а на Шпицбергене — 130 видов семенных растений. В Антарктиде растут лишь два вида покрытосеменных.

Обратимся теперь к некоторым сведениям о распространении представителей семейства орхидных (*Ochidaceae*), которое уже давно привлекает внимание специалистов и ботаников-любителей. Оно содержит 20 000—25 000 видов и представляет собой самое богатое формами семейство среди всех покрытосеменных: ведь примерно каждый десятый вид цветковых растений — орхидея! Область наибольшего распространения орхидных, бесспорно, находится в тропиках, а именно в двух районах: в Южной и Юго-Восточной Азии (предполагают, что орхидные возникли именно здесь), где имеется не менее 6500—7000 видов, и в тропических районах Южной и Центральной Америки, где растет примерно 4500 видов. Что же касается Африки, то она значительно беднее орхидеями: здесь «только» около 2000 видов! К северу от тропиков число их быстро уменьшается. Во всем Средиземноморье едва наберется 150 видов (столько же и во всей Северной Америке), в Венгрии — 46, в Чехословакии — 53, в Польше — 49, в ГДР — 48 и в Скандинавии только

46 видов. Конечно, все эти сведения нельзя принимать как нечто абсолютное — в толковании видовых границ некоторых «критических» групп орхидей имеются значительные различия, а потому можно встретиться и с иными цифрами. Однако на общей тенденции это не отражается.

**Величина и протяженность ареалов.** Сказанное выше косвенным образом свидетельствует также и о том, что ботаники знают уже давно, а именно: определенные виды растений встречаются только на определенных территориях, иными словами, области их распространения ограничены. Территорию, на которой обитает какой-либо вид или другая таксономическая группа (например, род или семейство<sup>1</sup>), называют ареалом.

Размеры ареалов разных растений, то есть занимаемые ими площади, крайне разнообразны. Разумеется, чем крупнее таксон, тем больше и территория, которую он занимает. Так, ареал семейства всегда имеет большую протяженность, чем ареал рода, а тем более одного вида, относящихся к этому семейству. Но и ареалы разных видов также могут быть самыми разными.

**Космополиты.** Имеется целый ряд видов, которые распространены почти повсеместно, на большинстве континентов. Их принято называть космополитами. К числу космополитов в первую очередь относятся виды, которые легко могут расселяться на большие расстояния; так бывает со многими растениями, размножающимися спорами, и с микроорганизмами. Например, споры плесневых грибов встречаются почти повсюду. Другой вопрос — находят ли они всюду условия, подходящие для их развития. То же можно сказать и о многих бактериях. И все же как среди микроорганизмов, так и среди мхов и папоротников, споры которых также с легкостью переносятся на большие расстояния, не столь много космополитов, как можно было бы ожидать. Из мохообразных почти по всему миру распространены печеночный мох маршанция много-

<sup>1</sup> Главные (основные) ранги таксономических групп, или таксонов, в восходящем порядке следующие: вид, род, семейство, порядок, класс, отдел.





Распространение орляка обыкновенного (*Pteridium aquilinum*) (1) и видов эвкалипта (*Eucalyptus*) (2)

образная (*Marchantia polymorpha*) или встречающийся почти во всех водосточных желобах и в других влажных, богатых азотом местах листостебельный мох бриум серебристый (*Bryum argenteum*), а также другие виды этого рода.

Среди папоротников классический пример космополитов представляет собой известный всем орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*). Но каждый, кто интересуется окружающим его растительным миром, видимо, знает, что орляк встречается у нас отнюдь не повсюду. Кое-где можно обойти большие территории и не встретить ни одного экземпляра этого папоротника. Следовательно, космополиты — это не убикисты, то есть растения, которые встречаются повсеместно и способны расти в самых разных местообитаниях. Орляк нуждается в определенных, пригодных для его жизни условиях. Прежде всего напомним, что растет он на кислых почвах. И хотя его требования к влажности почвы не очень жесткие, все же он избегает как сырых, так и слишком сухих почв. Строго говоря, истинных

убиквистов среди высших растений нет. Каждый вид, даже если он очень широко распространен, предъявляет определенные требования к месту обитания. Остается сомнительным, существуют ли вообще такие условия местообитаний, которые распространены более или менее повсеместно.

К повсеместно распространенным видам относится целый ряд водных и болотных растений: тростник обыкновенный (*Phragmites communis*), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), ряска малая (*Lemna minor*), виды рдеста (*Potamogeton*) и др. Несомненно, широкому расселению этих растений способствуют водоплавающие птицы, легко разносящие семена и части вегетативных органов (см. стр. 49), но и сама вода играет, вероятно, ведущую роль как главный фактор, нивелирующий условия местообитаний.

Если перечисленные выше виды широко распространены в природных местообитаниях и, следовательно, представляют собой примеры спонтанных космополитов, то у многих сорняков, а также у растений, живущих на замусоренных участках, и у придорожных растений обстоятельства, которые обусловили их космополитизм, существенно иные.



Многие из этих растений ныне также распространены повсеместно, например марь белая (*Chenopodium album*), пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), крапивы двудомная и жгучая (*Urtica dioica* и *Urtica urens*), звездчатка средняя, или мокрица (*Stellaria media*), птичья гречиха (*Polygonum aviculare*), мятлик однолетний (*Poa annua*), подорожник большой (*Plantago major*) и др. Столь широким распространением эти виды обязаны человеку, это так называемые антропогенные космополиты. Их широкому расселению во многом способствовали мировая торговля и международные транспортные связи.

Говоря о космополитах, не следует забывать, что почти всегда речь идет об очень пластичных, богатых разными формами таксонах, включающих в себя множество разновидностей и т. п. Вероятно, это даже обуславливает возможность заселения ими столь обширных ареалов. По-видимому, лишь в редчайших случаях можно говорить о совершенно «единообразных» видах, как, например, о ряске малой (*Lemna minor*) и крапиве жгучей (*Urtica urens*), которые в этом отношении можно считать достойными внимания исключениями.

**Эндемики.** Полной противоположностью космополитам оказываются виды, которые произрастают только на какой-либо одной, очень ограниченной территории. Такие эндемичные виды часто встреча-

Вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*) — эндемик пустыни Намиб (Намибия)



ются лишь на каком-нибудь одном острове, в одной долине или на одном горном хребте. Так, например, только в пустыне Намиб на юге Африки растет вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*), занимающая особое место в системе растений.

Что касается величины ареала, то здесь понятие «эндемик» строго не ограничено. Те или иные таксоны, характерные для какого-либо континента в целом или для его части, также часто называют эндемичными. К их числу относятся род эвкалипт (*Eucalyptus*) или замечательные травяные деревья (род *Xanthorrhoea*), растущие в Австралии, а также южноафриканское семейство айзовых (*Aizoaceae*), включающее в себя суккулентные растения, и др. Эндемичными видами особенно богаты естественно ограниченные территории, на которых флора долгое время развивалась изолированно, — горные районы или острова. Последние тем богаче эндемиками, чем дальше они удалены от материков и чем дольше находились в изоляции. Современные Британские острова отделились от континентальной Европы около 7000 лет назад. Этот сравнительно небольшой срок, а также очень незначительное удаление от материка не позволили развиваться там особым эндемичным видам. Напротив, во флорах средиземноморских островов Корсика и Сардиния, находившихся в изоляции более длительное время, обнаруживается примерно 5%, а во флоре острова Крит — около 10% эндемичных видов. Еще больше их на Канарских островах (36%), Мадагаскаре, отделившемся от Африки не менее 50 млн. лет назад (66%), или же на далеко отстоящих от материков Новой Зеландии (72%), Гавайских островах (82—90%) и острове Святой Елены (85%). На этих изолированных участках суши образовались не только эндемичные виды, но и эндемичные роды и даже семейства. Об островных эндемиках можно говорить как о формах, которые там возникли. Их называют прогрессивными эндемиками или неоэндемиками. То же можно сказать и о эндемичных таксонах горных областей.

Но имеются эндемичные виды, возникновение которых нельзя объяснить изоляцией. Так, например, выращиваемое в наших парках восточно-азиатское дерево гинкго (*Ginkgo biloba*) в настоящее время в диком виде растет только в провинции Чжэцзян в южном Китае. Однако ископаемые остатки свидетельствуют, что в прежние геологические периоды — юрском, меловом и третичном — род *Ginkgo* был представлен целым рядом видов, которые были распространены почти по всему северному полушарию. Таким образом, его современное местонахождение, бесспорно, оказывается только остатком некогда значительно большего ареала, и здесь эндемизм определяется тем, что *Ginkgo* — реликтовое растение.



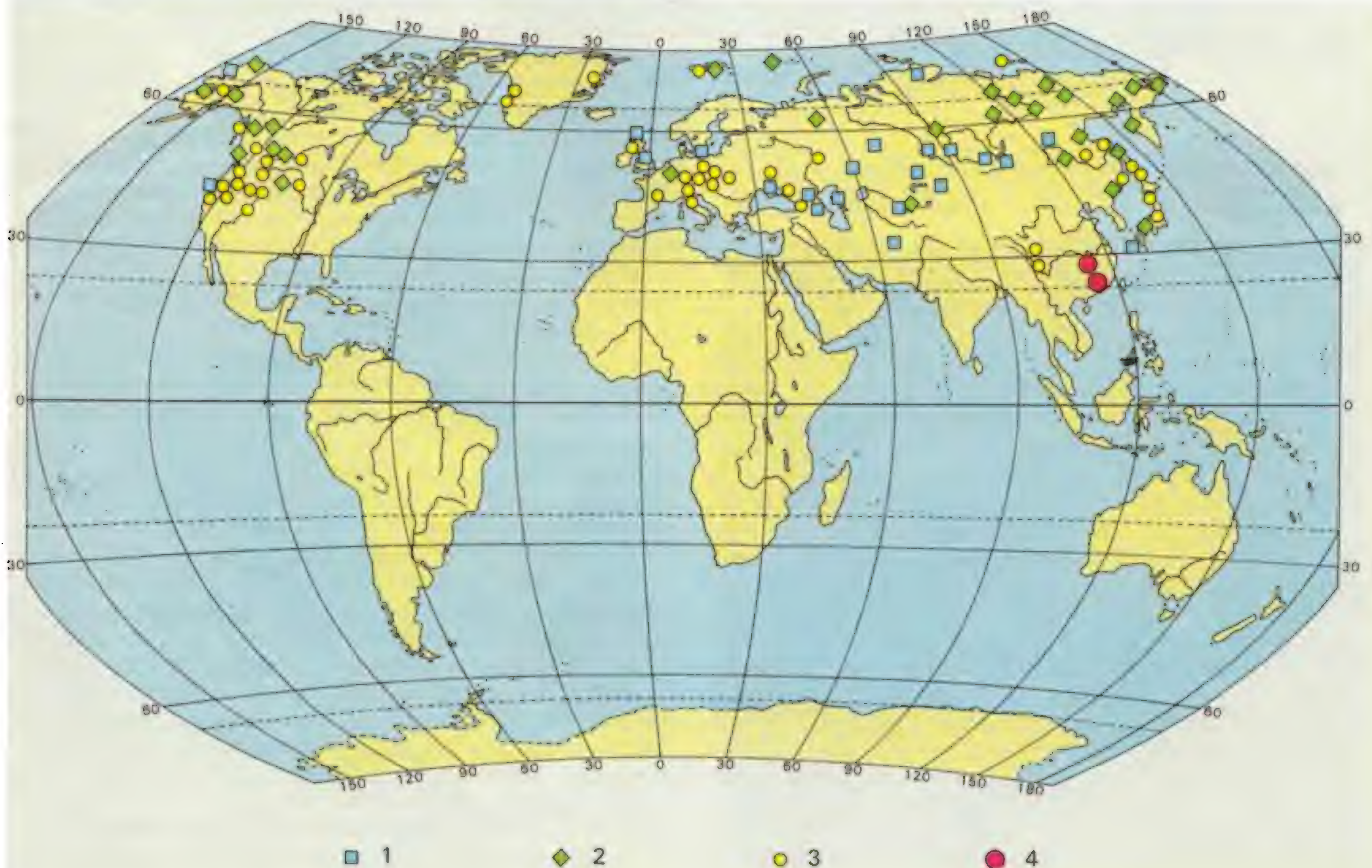


*Гинкго (Ginkgo biloba)* — эндемик-реликт Восточной Азии — дерево, которое часто выращивают в парках.

С таким же эндемизмом мы встречаемся и у метасеквойи (*Metasequoia glyptostroboides*). В 1944 г. произошло сенсационное для ботаников открытие этого вида хвойных деревьев, достигающих 30-метровой высоты, в горных лесах южнокитайской провинции Сычуань. Не говоря уже о том, что обнаружение в XX в. столь крупного представителя хвойных само по себе исключительная редкость, эта находка представляет особый интерес и потому, что метасеквойю считали вымершей миллионы лет назад. В отложениях третичного периода разных районов земного шара встречались остатки древесины, которые не принадлежали ни мамонтову дереву (*Sequoia*), ни болотному кипарису (*Taxodium*), а скорее занимали промежуточное положение между

*Распространение рода Ginkgo прежде и теперь:*

- 1 — ископаемые остатки из юрских отложений;
- 2 — ископаемые остатки из меловых отложений;
- 3 — ископаемые остатки из третичных отложений;
- 4 — места современного произрастания в естественных условиях.







Распространение рода *Metasequoia* прежде и теперь.

- — ископаемые остатки из верхнемеловых и третичных отложений;  
● — место современного произрастания в естественных условиях.

ними и поэтому были названы метасеквойей (слово *meta* означает «между»). Такие остатки найдены в верхнемеловых отложениях и встречаются в породах, которые образовались на протяжении всего третичного периода, то есть возникших за период времени почти 100 млн. лет. Остатки метасеквойи обнаружены по всему северному полушарию — на Аляске, в Северной Америке, в Гренландии, Шпицбергене, в Европе и от Сибири до Восточной Азии (рис. на стр. 18). И вот, как оказалось теперь, этот вид существует и поныне! Должно быть, это один из очень немногих случаев, когда растение сперва было известно как ископаемое, а затем уже было найдено как все еще существующее. Современный ареал *Metasequoia* крайне ограничен; этот вид — самый настоящий эндемик-реликт.

Мамонтовы деревья, или секвойи, два вида которых (гигантское мамонтово дерево, *Sequoia gigantea*, или *Sequoiadendron giganteum*, и вечнозеленое, *Sequoia sempervirens*) встречаются в некоторых районах на Западе США, — такие же эндемики-реликты. В третичном периоде они тоже были распространены по всему северному полушарию.

Число подобных примеров можно увеличить. Возникает вопрос: почему вид, ранее распространенный по разным континентам, в конце концов смог сохраниться на очень небольшой территории и стал эндемиком-реликтом? Ведь сам по себе термин ничего не говорит о причинах, обуславливающих возникновение такого эндемизма. Но, к сожалению, эти причины полностью не выяснены. Изменениями климата можно объяснить лишь вымирание вида в некоторых частях его ареала, например в Европе, поскольку неоднократное чередование холодных и теплых периодов в плейстоцене привело здесь к неоднократной же смене флор. А для полного восстановления исчезнувшей флоры предпосылок не существует.

Хотя уже упомянутая *Welwitschia mirabilis*, растущая в пустыне Намиб, благодаря ареалу, таксономической изолированности и другим признакам производит полное впечатление эндемика-реликта, все же это до сих пор не доказано. То же можно сказать и о многочисленных эндемиках Южной Африки (Капская флора), которые, с одной стороны, могут быть сочтены реликтами, а с другой — прогрессивными эндемиками.

Даже в Центральной Европе, не имеющей четких естественных границ, встречаются эндемичные та-



ксоны, но их немного. К их числу относятся растущий только у берегов Балтийского моря ситник балтийский (*Juncus baltica*), рябина шведская (*Sorbus intermedia*), распространение которой ограничено той же областью, и армерия боттендорфская (*Armeria maritima* subsp. *bottendorfensis*); последняя занимает крохотный ареал в южных предгорьях Гарца, где она растет на почвах, развившихся на медистых сланцах. Так же обстоит дело и с другими растениями, приспособившимися к обитанию на субстратах, содержащих тяжелые металлы. Но когда мы говорим о таких эндемиках, не ясно, идет ли речь о так называемых хороших (настоящих) видах, или лишь о возникших под влиянием внешней среды экологических расах одного вида (экотипах), или о чем-либо подобном. На страницах этой книги мы не будем подробно останавливаться на этом вопросе, но само его существование свидетельствует о том, что ареалогические исследования часто тесно связаны с систематикой. Достаточно сказать, что определение величины ареала во многих случаях зависит от того, в каком объеме понимается вид: чем шире это понятие, тем, естественно, крупнее ареал.

Поясним это на примере. Всем известная ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*) встречается в Европе почти всюду, а также в Северной Америке и Восточной Азии и, следовательно, имеет весьма обширный ареал. Однако североамериканские растения некоторыми признаками отличаются от европейских, и их считают особым подвигом (subspecies *quinquefolia*). То же относится и к восточноазиат-



Растущая в виде кустарника береза карликовая (*Betula nana*) — обычное тундровое растение, которое, однако, встречается и в Центральной Европе как ледниковый реликт.

Первоцвет мучнистый (*Primula farinosa*), который изредка еще можно встретить на долинных болотах на севере ГДР; здесь это растение — ледниковый реликт.

Распространение растений комплекса *Anemone nemorosa* (ветреница дубравная):

- 1 — *Anemone nemorosa* ssp. *nemorosa*;
- 2 — *Anemone nemorosa* ssp. *amurensis*;
- 3 — *Anemone nemorosa* ssp. *quinquefolia*;
- 4 — *Anemone altaica*.





ским представителям этого вида (subsp. *amurensis*). Если же объем вида понимать более узко и повысить ранг трех названных подвидов до ранга самостоятельных видов, то ареал *Anemone nemorosa* окажется находящимся только в пределах Европы.

**Викаризм.** Приведенный пример свидетельствует о еще одном явлении, которое нередко наблюдается в мире растений: если какой-либо вид занимает большой ареал, то в некоторых частях последнего может происходить относительно самостоятельное развитие произрастающих растений, в результате чего начинается внутривидовая дифференциация. Такое развитие может способствовать не только возникновению разновидностей и подвидов, но и образованию особых видов. Именно так появляются ряды видов, географически в большей или меньшей мере замещающих друг друга. Близкородственные виды, сменяющие один другого, называют викарирующими, а это явление в целом — географическим викаризмом. Уточнение «географический» необходимо, поскольку имеется экологический викаризм, на котором мы остановимся ниже (стр. 42). Процессы такой дифференцировки происходят особенно быстро, если изначально единый ареал со временем разрывается.

Хорошим примером географического викаризма

Распространение березы карликовой (*Betula nana*) в Европе.



служат также виды лиственницы (*Larix*), которые в разных частях северного полушария образовали почти непрерывный ряд форм, замещающих одна другую (см. также т. 2).

**Сплошные и дизъюнктные ареалы, эксклавы и форпосты.** Контуры ареалов столь же различны, как и их площади. Если растения того или иного вида произрастают на площади, ограничиваемой одной замкнутой линией, то говорят о сплошном ареале. Но часто представители какого-либо вида встречаются в нескольких изолированных районах. Если эти районы настолько удалены один от другого, что промежуточные пространства не могут быть преодолены с помощью естественных приспособлений для расселения, которыми обладают растения соответствующего вида, то речь идет о дизъюнктном, или разъединенном, ареале. С несомненными дизъюнкциями мы встречаемся, когда отдельные части ареала разъединены океаном или когда расстояния между ними достигают сотен и даже тысяч километров, как, например, в случае с ареалом упомянутой выше ветреницы дубравной. Разумеется, дизъюнкции бывают в ареалах не только видов, но также родов и семейств. Однако нередко все же не легко отличить сплошной ареал от дизъюнктного, так как обычно не известно, какие расстояния могут быть преодолены растениями какого-то вида с помощью свойственных им приспособлений для расселения (см. также стр. 33). Поэтому суждения о том, каков тот или иной ареал, часто бывают субъективными.

Многие растения по периферии своих ареалов встречаются относительно редко; здесь могут быть обнаружены так называемые эксклавы — небольшие участки ареалов, удаленные на сравнительно небольшие расстояния от основного, — или отдельные местообитания растений, встречающиеся вне основного замкнутого ареала. Такие местообитания называют форпостами; они могут либо свидетельствовать о происходящем расширении ареала, либо быть остатками некогда более обширного ареала. Часто форпосты и эксклавы имеют реликтовый характер. Таковы, например, местонахождения первоцвета мучнистого (*Primula farinosa*), встречающегося иногда на долинных болотах северо-восточного Мекленбурга, а также березы карликовой (*Betula nana*) в Гарце, Рудных горах и других горах Центральной Европы.

Итак, как мы имели возможность убедиться, области распространения растений нельзя считать постоянными: они все время изменяются, их пределы расширяются или сокращаются. Такие процессы происходили в течение всей истории развития растительного мира и происходят сейчас.



Подробно разобраться в них не легко, для этого необходимо множество повсеместных наблюдений.

Знание ареалов растений представляет собой основную предпосылку для решения многих проблем геоботаники. Современный уровень знаний и еще далеко не полная изученность многих областей позволяют составить карты ареалов лишь небольшой части всех известных ныне видов, даже если при этом ограничиться только высшими растениями. Подробно закартированы лишь ареалы встречающихся в Европе растений (почти исключительно высших), и то далеко не всех. Большинство карт ареалов оказалось возможным создать только в самое последнее время. Таким образом, перед

хорологией (так называют специальную область знаний, занимающуюся изучением распространения растений) стоит множество проблем.

Вряд ли нужно доказывать, что картирование ареалов не самоцель. Но карты помогают проводить дальнейшие исследования, такие, как сравнение и группировка (типизирование) ареалов, а прежде всего — их определение. Следующий этап — толкование ареалов, то есть выяснение вопроса о том, как возник тот или иной ареал, какие факторы определяли его становление и т. д. При этом прежде всего следует учитывать генетические, экологические, фитоценологические и исторические проблемы. На них мы остановимся в следующих разделах книги.



# Факторы окружающей среды и распространение растений

**Экологические особенности растений.** Общие требования, которые тот или иной вид предъявляет окружающей среде, обусловлены наследственно. Каждый вид обладает, как принято говорить, специфическими экологическими особенностями. К ним относятся, например, определенные требования к температуре, наличию воды, питательных веществ, света и т. д., причем на ранних стадиях развития растения эти требования могут быть иными, чем во время его цветения и плодоношения. Так, для прорастания семян растений многих видов необходима определенная температура почвы; иногда до прорастания, то есть в период покоя, семена должны быть сильно охлаждены, а для того чтобы растение зацвело, обычно также необходимо воздействие определенных внешних условий. При этом речь идет в основном о факторах неживой природы, то есть об абиотических факторах. Только в тех случаях, когда эти факторы соответствуют экологическим особенностям растения, оно может хорошо расти и пройти полный жизненный цикл.

Итак, рост и распространение растений в значительной мере определяются условиями внешней среды. Но само по себе понятие «внешняя среда» очень многозначно. Сюда относятся не только абиотические факторы, но и живой мир, то есть влияния, оказываемые другими растениями, животными, а также — и не в последнюю очередь — человеком. Все они находятся в тесном взаимодействии, и часто очень трудно выявить влияние какого-либо из них на распространение растений, тем более что нередко оно определяется и историческими причинами.

В этом разделе мы ограничимся рассмотрением только компонентов неживой природы, а именно двух их крупных комплексов — климата и почвы, к которым в большинстве случаев могут быть сведены все абиотические факторы. Разумеется, эти комплексы факторов также находятся в тесной взаимозависимости.

Границы ареалов многих видов частично определяются границами континентов, омываемых океанами и морями. Хотя принято считать, что такого рода естественные границы тоже обусловлены абиотическими факторами, все же с экологической точки зрения они не представляют особого

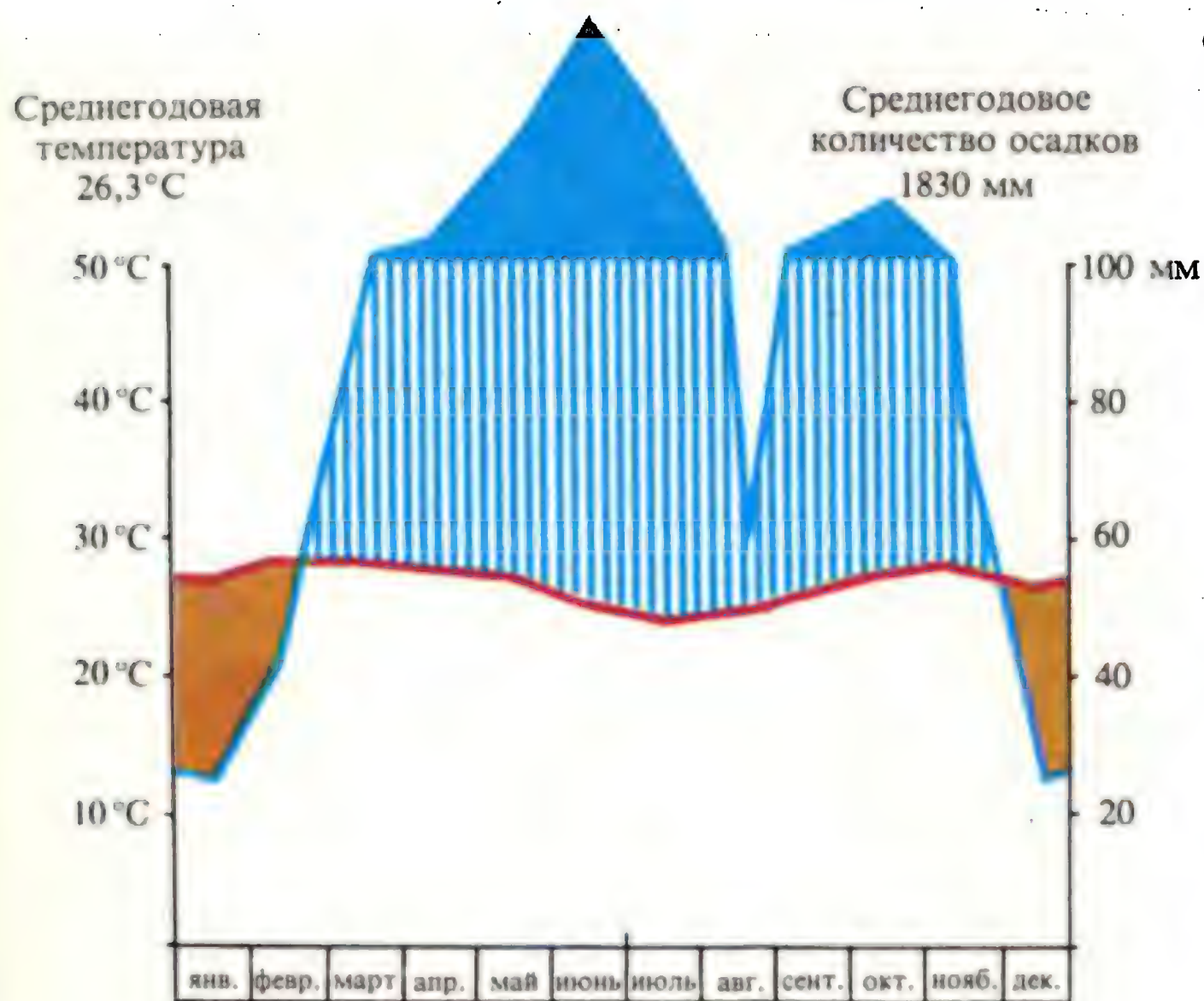
интереса, и мы не станем останавливаться на них. И в горах условия внешней среды часто меняются очень резко, поэтому не удивительно, что там границы ареалов нередко выражены достаточно четко, тем более что именно высокогорья представляют собой препятствия для расселения многих растений. Четкие, сравнительно легко обнаруживаемые границы ареалов мы находим также вблизи не имеющих растительного покрова высокоширотных районов Арктики, крайне засушливых областей пустынь или территорий с сильно засоленными почвами (если они занимают очень большие площади).

Однако границы большинства ареалов проходят там, где таких препятствий для расселения растений нет. Здесь эти границы часто выражены не резко, и ареал обычно постепенно «разреживается». Это указывает на то, что условия для существования соответствующего вида ухудшаются, пока наконец не исчезнут вовсе. При этом важную роль часто играют изменения климатических условий, на которых мы теперь остановимся.

## Влияние климата на распространение растений

Существование на Земле крупных зон растительности обусловлено, как известно, климатическими факторами. При этом — если рассматривать вопрос несколько упрощенно — важнейшую роль играет постепенное снижение температуры от экватора к полюсам. Вместе с тем наблюдается и укорочение периода вегетации. От этих факторов в значительной степени зависит и высота растений в сообществах, которая постепенно снижается от южных районов к северным. Модификации в зонах растительности происходят под влиянием глобального круговорота воздушных масс, разного распределения суши и моря, а также системы течений в Мировом океане. В результате этого внутри таких зон возникают различия между областями с океаническим и континентальным климатом. Чем континентальнее климат, тем меньше, как правило, выпадает осадков и тем сильнее колеблется температура. Разумеется, столь разнообразные условия





Лагос (40 м)

Примеры климадиаграмм.

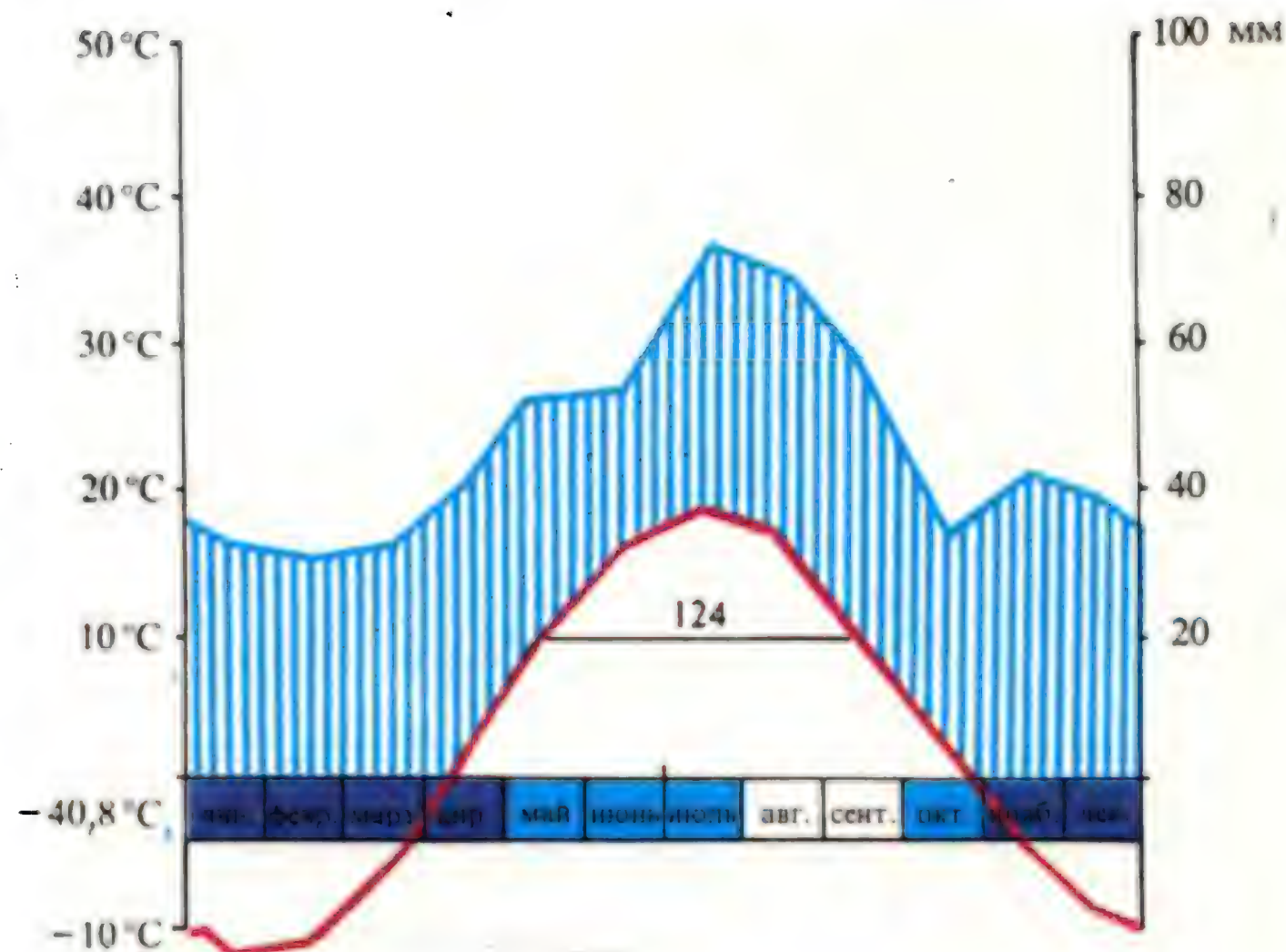
вливают на распространение не только разных растительных сообществ, но и видов.

Приуроченность распространения видов к крупным зонам растительности определяется прежде всего климатическими факторами. Напротив, распространение видов по континентам обусловлено прежде всего исторически, в то время как частные особенности распространения, то есть дифференцировка на небольших пространствах, а также по вертикали (на разных высотах), определяются опять же климатическими, а отчасти и почвенными (эдафическими) факторами.

**Климадиаграммы.** Поскольку влияние климата на распространение растений и формирование растительных сообществ очень велико, не удивительно, что многие исследователи занимались этим вопросом уже с давних пор. Для того чтобы иметь возможность судить о влиянии климата на мир растений, необходим как можно более наглядный и пригодный для этой цели способ отображения важнейших климатических факторов. Великое множество конкретных сведений, собранных метеорологическими станциями на протяжении десятилетий, может иметь для геоботаника лишь относительную ценность, даже когда он имеет возможность воспользоваться обобщенными средними величинами. О многих важных для роста растений климатических показателях сводные таблицы либо вообще ничего не говорят, либо для получения этих показателей

Среднегодовая температура 3,2°C

Среднегодовое количество осадков 538 мм

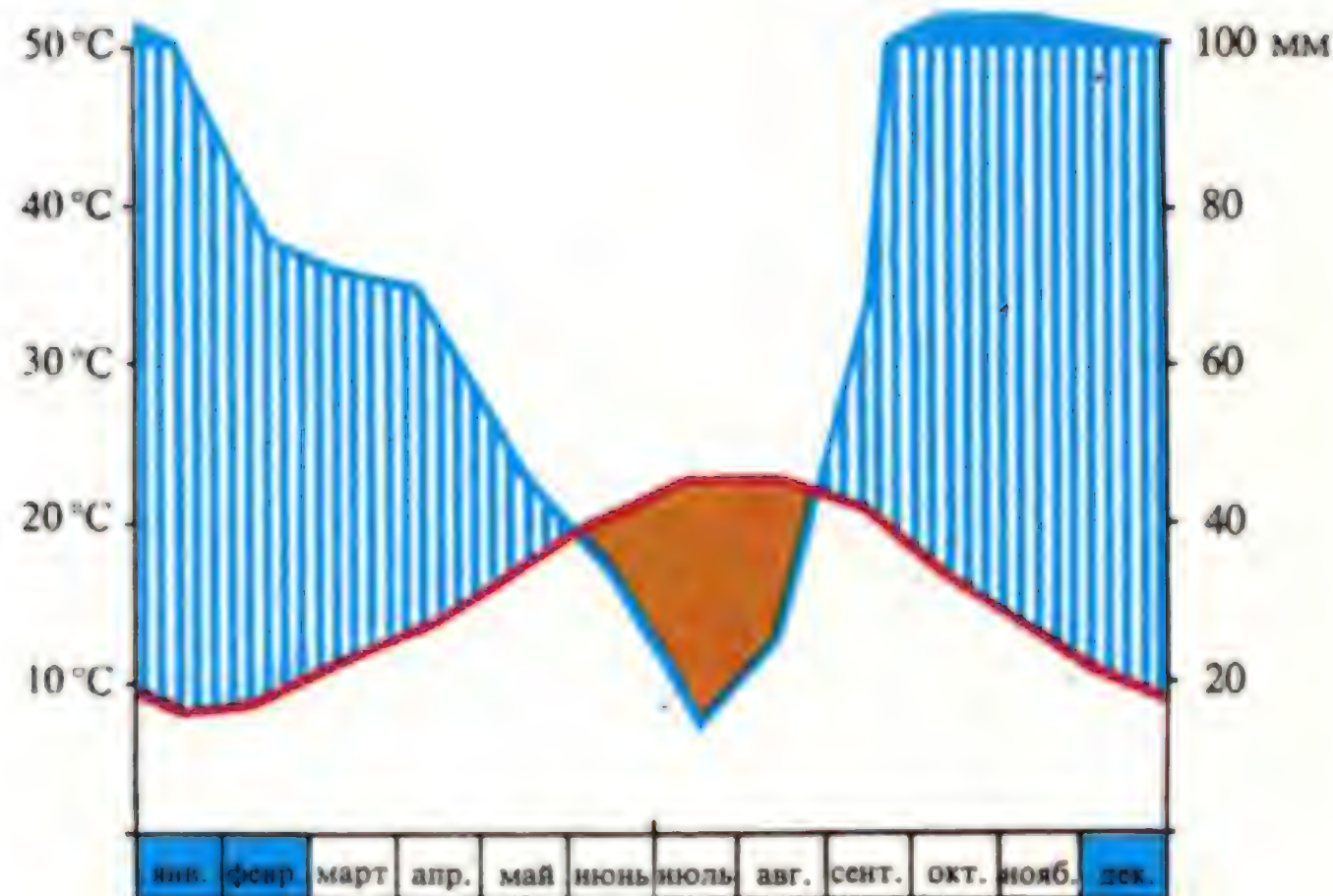


Москва (167 м)

нужны трудоемкие пересчеты. Кроме того, наглядность таблиц невелика. Прогресс был достигнут, когда эколог растений Г. Вальтер создал принцип построения так называемых климадиаграмм (диаграмм климата). Эти диаграммы весьма компактно и наглядно отражают существенные климатические факторы, которые важны для развития растений. Правда, чтобы впервые «вчитаться» в такую

Среднегодовая температура 16,3°C

Среднегодовое количество осадков 875 мм



Неаполь (149 м)



диаграмму, надо приложить некоторые усилия. А поскольку в следующих разделах книги климатодиаграммы часто будут использоваться для характеристики зон растительности, постараемся дать общие объяснения на примере трех диаграмм. Все климатодиаграммы в нашей книге построены по одним и тем же правилам и лишь иногда несколько отличаются от оригиналов.

По горизонтальной — нулевой — линии отложены месяцы, причем на диаграммах, относящихся к северному полушарию, принята обычная последовательность — от января до декабря, а на тех, что относятся к южному полушарию, — от июля до июня следующего года. Это позволяет получить представление о фактических изменениях климатических факторов и растительности в течение года, от зимы до зимы.

Особое значение для мира растений имеют происходящие в течение года колебания температуры и количество выпадающих осадков, а также взаимосвязь между этими факторами. Шкалу температур наносят на вертикальной стороне диаграммы (слева). Над ней указывают вычисленную по результатам многолетних наблюдений среднегодовую температуру (так, на диаграмме Лагоса, столицы Нигерии, она составляет  $26,3^{\circ}\text{C}$ ). У нижнего конца шкалы приведена самая низкая из зарегистрированных до сих пор отрицательная температура (на диаграмме Москвы она равна  $-40,8^{\circ}\text{C}$ ). Красная линия показывает преобладание средних температур каждого месяца.

На правой стороне диаграммы помещена шкала осадков (количество осадков, выпадающих за месяц); над этой шкалой отмечают среднегодовое количество осадков (на диаграмме Лагоса оно составляет 1830 мм; это усредненные сведения за много лет). Делению на шкале осадков, соответствующему 20 мм, соответствует деление, обозначающее  $10^{\circ}\text{C}$  на шкале температур; 40 мм —  $20^{\circ}\text{C}$  и т. д. Необходимость соблюдать это соотношение следует подчеркнуть особо, поскольку оно существенно влияет на информативность диаграммы в отношении потребности растений в воде. При этом выявляется следующее: если кривая осадков проходит выше кривой температур, то налицо избыток влаги (гумидные условия). Эту часть диаграммы всегда закрашивают синей краской. Если же кривая осадков находится ниже кривой температур, то этот участок диаграммы соответствует засушливому периоду (аридные условия) и его окрашивают в желто-коричневый цвет (см., например, рис. на стр. 23). Между кривой температур и кривой осадков прослеживается связь, так как первая может служить косвенным показателем испарения. (К сожалению, метеорологические станции

испарение обычно не учитывают.) Кривая температур одновременно дает представление и о расходе воды, тогда как кривая осадков, напротив, показывает ее поступление. Обе кривые вместе при выбранном соотношении 2 : 1 характеризуют водный баланс.

Кривую осадков всегда делают синей, а поверхность, заштрихованная синими линиями, дает представление об интенсивности выпадения осадков. Ту часть диаграммы, которая соответствует количеству месячных осадков, не превышающему 100 мм, показывают штриховкой. Если же за месяц выпадает более 100 мм осадков, как это часто бывает, например, в тропиках, то соответствующую площадь на диаграмме закрашивают полностью и при этом уменьшают масштаб в 10 раз. Следовательно, здесь отрезку шкалы, который ниже показывает 20 мм, соответствуют 200 мм осадков. Масштаб уменьшают по нескольким причинам: во-первых, чтобы диаграммы не были слишком большими, во-вторых, потому что столь обильные осадки для растений не имеют серьезного значения, поскольку излишняя вода стекает по поверхности субстрата.

Наступление холодов и их продолжительность, а следовательно, и продолжительность периода, в течение которого морозов не бывает, — также весьма важные факторы. Темно-синие прямоугольники, находящиеся на диаграмме под нулевой линией, показывают то время года, когда среднесуточная минимальная температура оказывается ниже  $0^{\circ}\text{C}$ . Оно соответствует холодному периоду, на протяжении которого могут быть морозы. Светло-синими прямоугольниками, прилегающими к темно-синим, показаны месяцы, в течение которых лишь абсолютная минимальная температура может быть ниже  $0^{\circ}\text{C}$ . Иными словами, в это время заморозки могут наступить, но это бывает не каждый год. Такие весенние и осенние заморозки часто оказываются важными для жизни растений. Незакрашенные прямоугольники соответствуют времени года, когда морозов не бывает. Но эти сведения отражены не на всех диаграммах, поскольку некоторые станции, наблюдающие за погодой, их не фиксируют.

Наконец, следует упомянуть, что на некоторые диаграммы, относящиеся к районам с холодным климатом, наносят еще одну-две важные характеристики, в частности число дней со средней температурой выше  $+10^{\circ}\text{C}$  и со средней температурой ниже  $-10^{\circ}\text{C}$  (см. диаграмму Москвы). Это говорит о том, что такие температуры и продолжительность их действия представляют собой своего рода пороги для жизни растений. Так, первая характеристика (число дней с температурой  $+10^{\circ}\text{C}$  и выше) вполне соответствует понятию «вегетационный период».





Распространение падуба остролистного (*Ilex aquifolium*) в Европе и сопоставление восточной границы его ареала с двумя климатическими изолиниями.

1 — январская изотерма  $0^{\circ}\text{C}$ ; 2 — максимальная температура 345-ти дней в году не ниже  $0^{\circ}\text{C}$ .

Вслед за названием географического пункта, где расположена метеостанция, в скобках указывают высоту положения этого пункта над уровнем моря.

Как нетрудно убедиться, климатодиаграммы содержат весьма обширную информацию. Сходные диаграммы, даже если они построены по результатам наблюдений в разных районах земного шара, свидетельствуют о сходных экологических условиях и сходных типах растительности, в первую очередь в отношении их внешнего облика. Однако в видовом составе могут быть очень большие различия,



поскольку, как уже упоминалось, в становлении растительных сообществ большую роль играют исторические факторы.

Если климадиаграммы оценивать с экологической точки зрения, то следует иметь в виду, что они обладают и некоторыми недостатками. Как известно, учет всех показателей, собираемых на станциях, проводится в так называемых метеорологических будках при соблюдении единых и определенных условий, в тени и на высоте 2 м над поверхностью почвы. Но растения (если речь идет не об обитателях леса, развивающихся под его пологом) естественно облучаются прямым солнечным светом, что необходимо учитывать при суждении об их водном и тепловом режимах. Во-вторых, из-за того, что приборы подняты над поверхностью, результаты измерений отражают лишь так называемый макроклимат. Он характеризует условия жизни деревьев, но не низкорослых растений; для выявления условий существования последних следует определять микроклимат припочвенных слоев воздуха. А микроклимат может весьма существенно отличаться от макроклимата, в чем мы впоследствии убедимся. Наконец, для построения климадиаграмм используют лишь среднегодовые данные. В действительности же такие значения климатических характеристик могут соответствовать конкретным, но могут и не соответствовать. Между тем для растений важны не статистические усредненные, а фактические проявления климатических факторов, часто оказывающиеся даже экстремальными. С другой стороны, естественные растительные сообщества, находящиеся в равновесии с окружающей средой, развивались очень долго (леса, например, часто на протяжении сотен лет), и за это время проявлялись все экстремальные значения климатических факторов. Поэтому, несмотря на сказанное, средние величины все же позволяют охарактеризовать основные факторы внешней среды.

**Границы ареалов и климатические изолинии.** Границы распространения отдельных видов иногда обнаруживают поразительные совпадения с определенными климатическими изолиниями. Это могут быть изолинии, соответствующие какой-то температуре, количеству осадков, продолжительности воздействия того или иного климатического фактора или определенной его интенсивности и т. п. Выявлением такого рода зависимостей с давних времен занимались некоторые фитогеографы. Но часто результаты таких исследований не оправдывали ожиданий, поскольку обычно пытались сравнивать границы ареалов с изолинией проявления какого-либо одного климатического фактора. Конечно, известны случаи, когда граница ареала определяется

одним решающим фактором, а именно тем, который выражен минимально, и тогда можно обнаружить известную взаимозависимость. Но если граница ареала определяется совокупностью факторов или рядом факторов, накладывающихся друг на друга, такие попытки ни к чему не приводят.

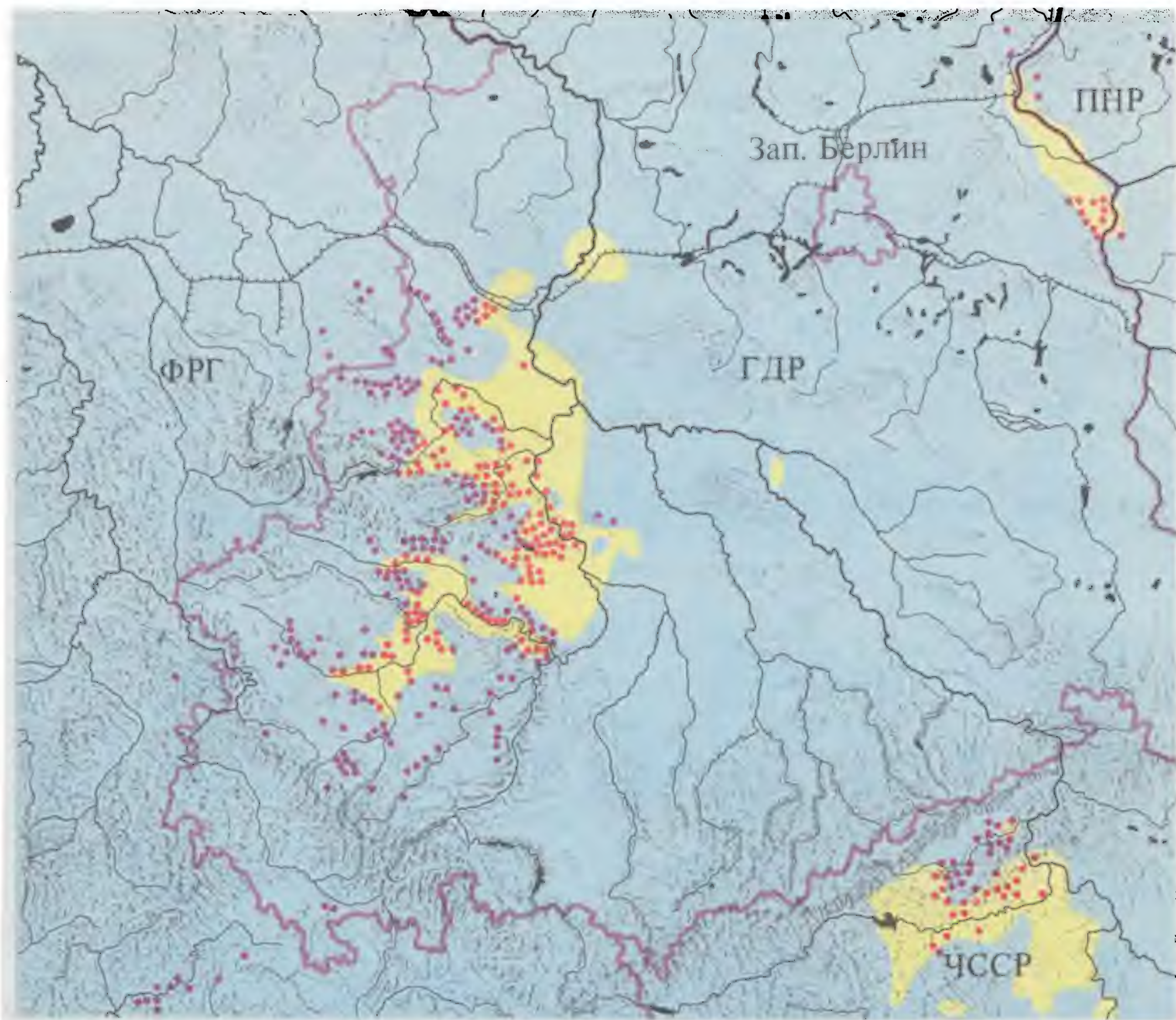
Общеизвестен пример совпадения восточной границы ареала падуба остролистного (*Ilex aquifolium*) с январской изотермой 0°C. Еще лучше эта граница согласуется с климатической изолинией, значение которой таково: максимальная температура 345 суток в году выше 0°C. Хорошая корреляция обнаруживается также между январской изотермой -2°C и восточной границей бука лесного (*Fagus sylvatica*). Подобные же совпадения с изотермами можно установить у границ ареалов дуба, ели и липы сердцелистной.

Из сказанного не следует делать вывод, что климатические изолинии непосредственно действуют как ограничивающие факторы и что между двумя этими явлениями якобы существует причинная связь. Здесь речь идет скорее о совпадениях, то есть о параллелизме двух разных явлений или факторов. Чтобы продемонстрировать различие между причинностью и совпадением, воспользуемся таким примером: вполне возможно, что в какой-то области граница ареала популяции аиста проходит почти параллельно линии, показывающей определенную частоту рождаемости людей. Это следует считать совпадением. Если же в таком параллелизме линий усмотреть причинную зависимость, то это значило бы, что аисты-то и приносят детей!

Хотя в примерах с падубом или буком это не столь очевидно, но и здесь принципиальных отличий нет. Во всяком случае, упомянутое выше совпадение можно истолковать как показатель того, что для определения восточной границы ареала падуба, по видимому, важен температурный фактор — вероятно, все увеличивающиеся к востоку продолжительность и суровость зимы, которые и ограничивают продвижение этого вида на восток.

Примерно так же следует объяснять совпадения между границами ареалов и количеством выпадающих осадков. Находящийся под охраной в ГДР, ФРГ и Швейцарии адонис весенний (*Adonis vernalis*) в основном распространен в восточно-европейских и сибирских луговых степях, но заходит также далеко на запад, в Центральную Европу; его местообитания образуют здесь подобные островкам эксклавы (см. карту). Если в пределах того участка Центральной Европы, который показан на рисунке, местообитания адониса сопоставить с картой выпадения осадков, то обнаружится, что это растение в основном встречается в районах, где за год выпадает менее 500 мм осадков. Этот пример свидетельствует лишь





Местонахождения адониса весеннего (*Adonis vernalis*) в ГДР и на прилегающих территориях Центральной Европы.

Желтым цветом показаны области, где в год выпадает в среднем менее 500 мм осадков.

О том, что осадки в какой-то мере ограничивают распространение растений, но, разумеется, не непосредственно; иными словами, нельзя говорить, что ограничивающий фактор — это определенное среднее количество осадков. В случае с адонисом, как и с другими так называемыми степняками (растениями степей), встречающимися и в Центральной Европе, следует говорить, вероятно, лишь об опосредованном влиянии осадков, поскольку и

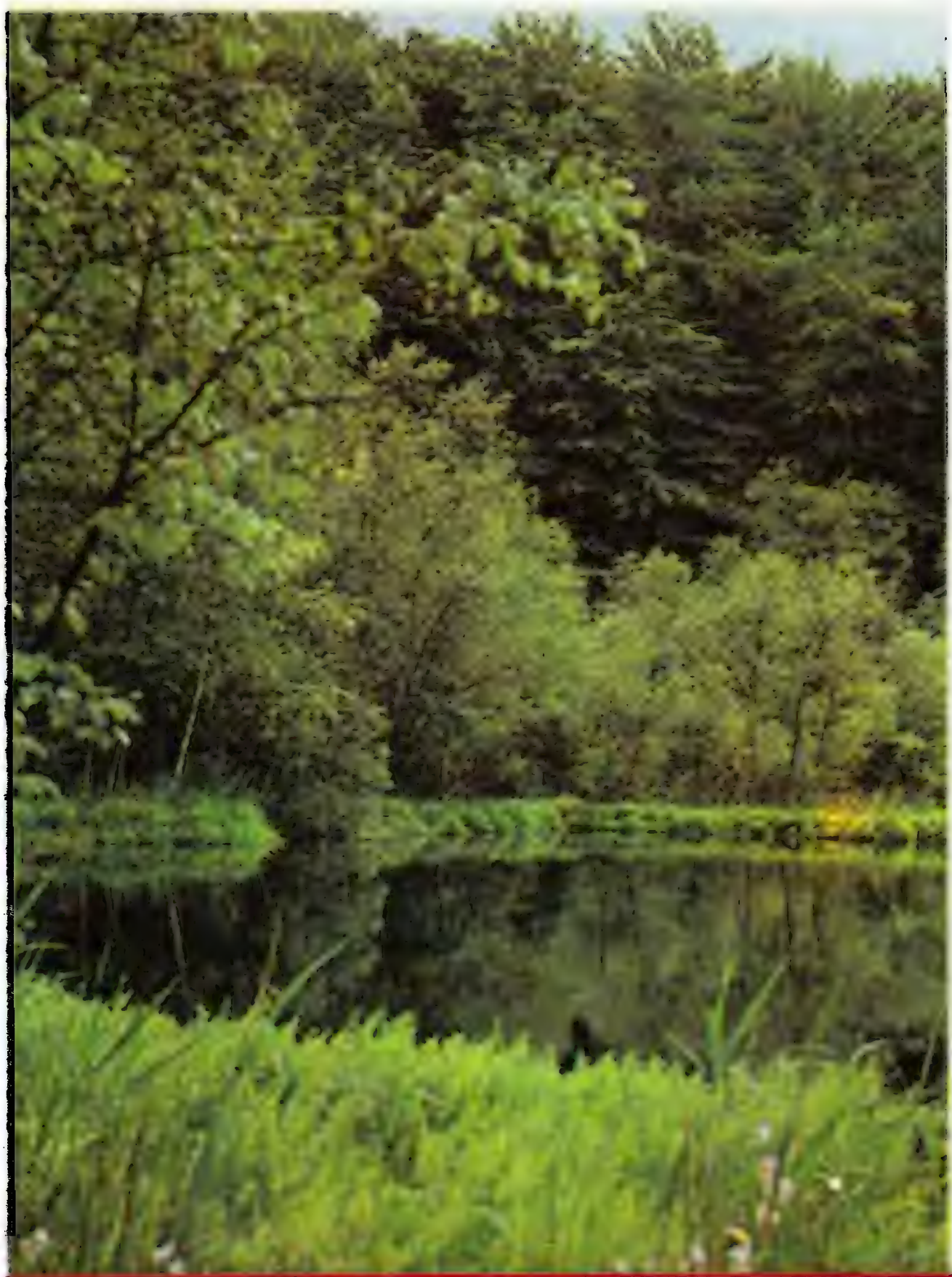
адонис, и подобные ему виды превосходно чувствуют себя в садовой культуре и в тех областях, где осадков выпадает значительно больше. При этом решающим оказывается то обстоятельство, что в саду нет конкуренции со стороны других видов. В относительно сухих местообитаниях с «теплыми» известковыми почвами, покрывающими обычно хорошо освещенные южные и юго-западные склоны, где как раз и встречаются адонис и другие степняки, среднеевропейские луговые растения растут довольно плохо, и здесь с ними могут конкурировать медленно развивающиеся представители степных видов. Но если такое местообитание будет



орошено или в результате внесения удобрений будут созданы более благоприятные для развития условия, то восточноевропейские степные растения будут быстро вытеснены представителями средневропейских луговых видов.

**Влияние микроклимата.** В Центральной Европе на склонах южной и юго-западной экспозиции нередко произрастают виды, распространенные в основном в значительно более теплых регионах, таких, как Средиземноморская область или уже упоминавшиеся восточноевропейские степи. Легко предположить, что существование изолированных местообитаний, находящихся далеко от основного, четко ограниченного ареала, определяет температура. В некоторых случаях измерения температур подтверждают вероятность такого предположения. Например, непосредственно над сухими, одетыми травяным покровом южными склонами близ Йены в полдень регистрировали температуру свыше 50—60°C, что примерно вдвое превышало температуру воздуха на высоте 2 м. На юге бассейна р. Эльбы в горах, сложенных песчаниками, средняя (за ряд лет) максимальная температура поросшего мхом участка, подвергавшегося прямому солнечному облучению, достигала 52,6°C. Если, учитывая результаты

*Котловинное понижение с болотом, возникшим в результате зарастания озера, в районе с конечно-моренным рельефом*



этих измерений, вычислить среднегодовую температуру, то она составит приблизительно 23,3°C, а это примерно соответствует среднегодовой температуре Сахары! Но на очень небольшом удалении от того места, где производились измерения, на затененном северо-восточном обрыве, также покрытом мхами, средняя максимальная температура оказалась равной всего 15,9°C. Рассчитанная же с ее учетом среднегодовая температура достигала приблизительно 6,2°C, а это температурный показатель макроклимата южной Скандинавии!

Даже в Арктике поверхность почвы участка, на который солнечные лучи падают почти отвесно, может сильно нагреваться, примерно до 50°C.

Распространение в Центральной Европе бореальных<sup>1</sup> видов, таких, как багульник болотный (*Ledum palustre*), шейхцерия болотная (*Scheuchzeria palustris*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), клюква болотная (*Vaccinium oxycoccos*) и др., часто ограничивается болотами, расположенными в котловинах. Здесь температура также играет существенную роль. В таких местообитаниях температура сильно колеблется как в течение суток, так и на протяжении года, чему нередко способствует скопление над ними масс холодного воздуха. Для этих болот характерны весенние и осенние заморозки и вообще относительно позднее начало и раннее окончание вегетационного периода. Если бы здесь продолжительное время проводились измерения показателей микроклимата, результаты которых были бы наглядно отображены на климадиаграммах, то, бесспорно, об этом можно было бы судить более обстоятельно.

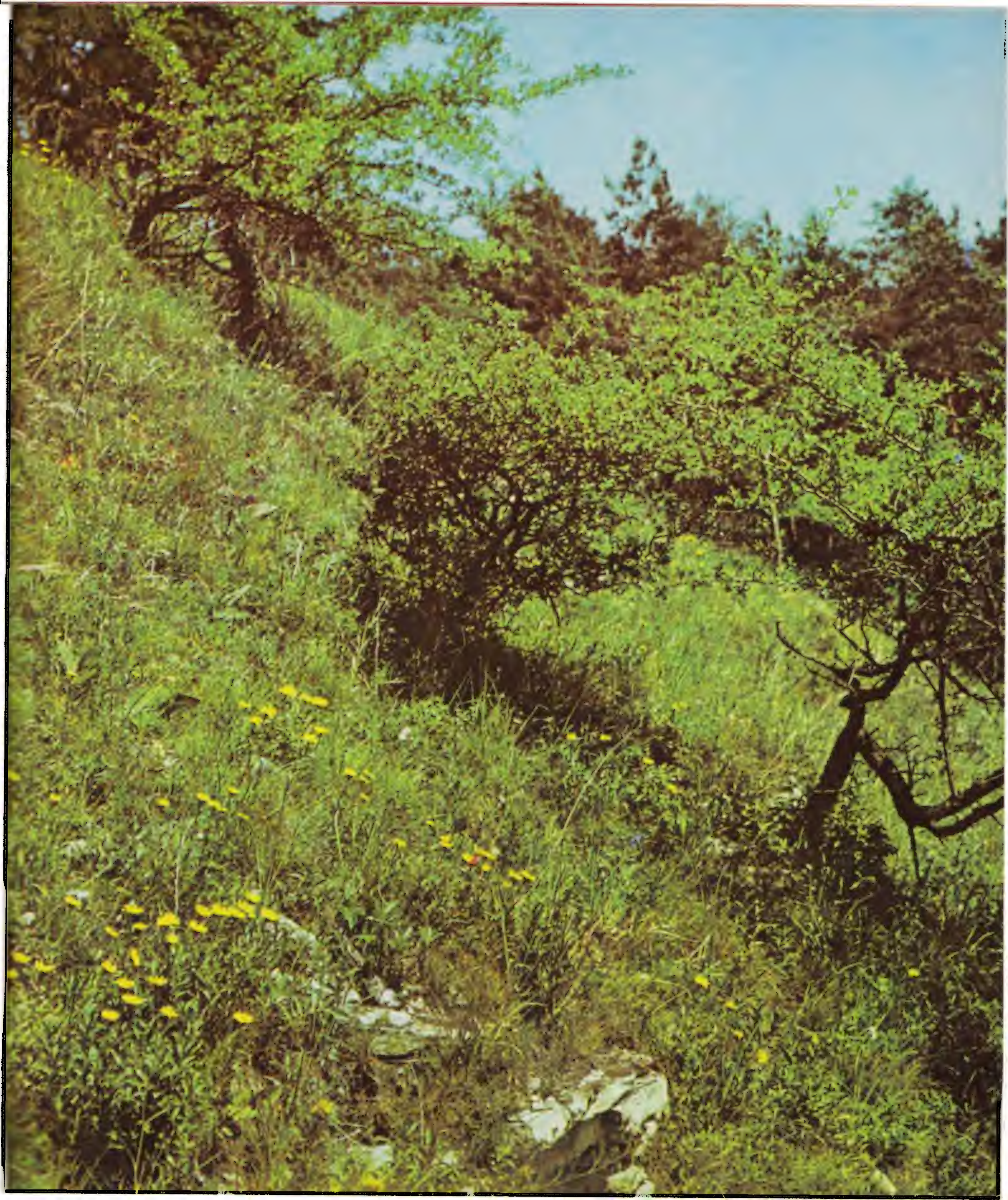
**Экотипы и смены биотопов.** Ареалы большинства видов охватывают довольно большие территории, нередко значительные части целых континентов (разумеется, сейчас речь идет не о растениях-космополитах), и при этом простираются через области с разными климатическими условиями.

Во многих случаях оказывается, что способность вида существовать при различных условиях внешней среды приводит к его дифференцировке на экотипы. Экологически неоднородными оказываются не только многие виды, но нередко и более мелкие таксономические группы растений — подвиды и т. п. Такие экологически различающиеся формы одного вида иногда могут отличаться друг от друга

<sup>1</sup> Бореальный — северный (по латыни borealis, от греческого boreas).

*Сложенный ракушечником и обращенный к югу склон долины реки Лейтры близ Йены, травостой которого богат растениями степей и пустошей*



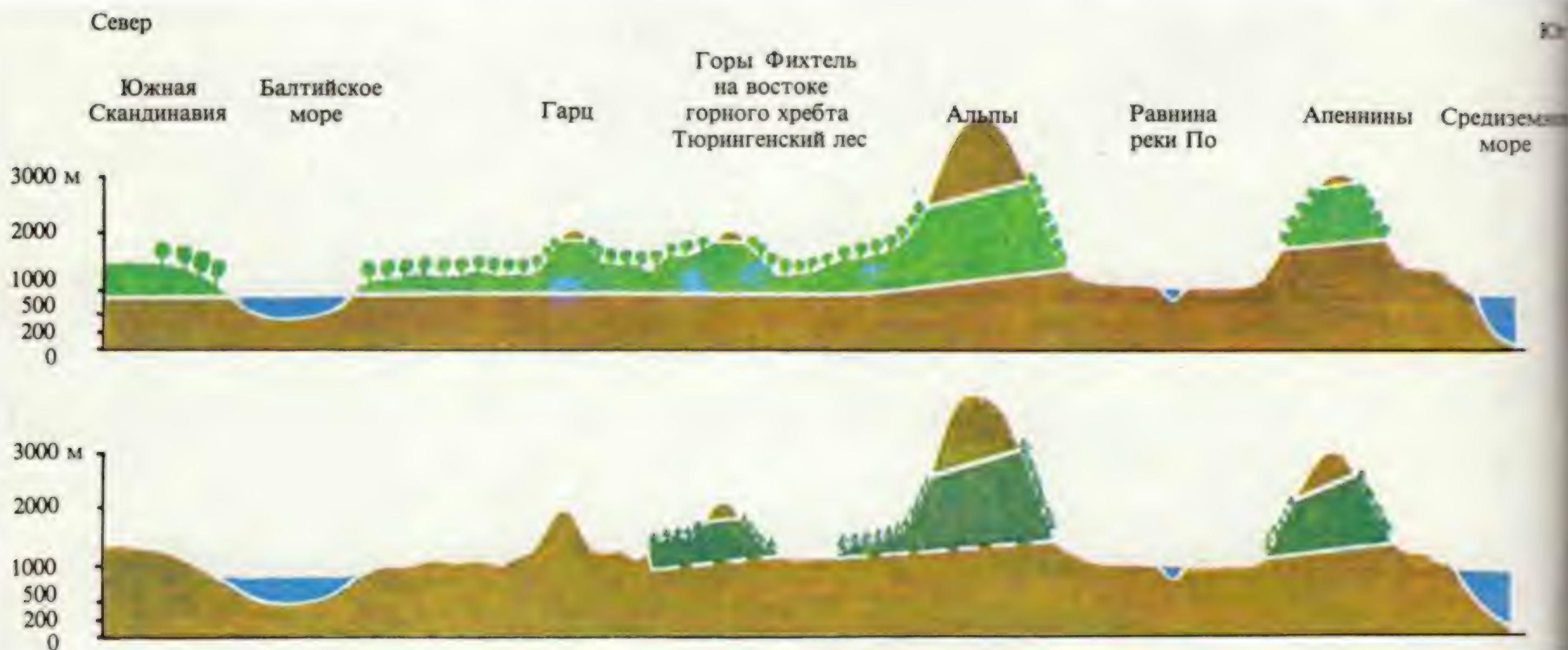






Распространение пихты белой (*Abies alba*) (1) и бука лесного (*Fagus sylvatica*) (2) в Европе

Схема высотного распространения бука лесного (наверху) и пихты белой на профиле, проведенном от южной Скандинавии до Апеннин



даже некоторыми внешними признаками, хотя это и не обязательно. Поэтому установить, имеем ли мы дело с экотипами, можно только путем эксперимента. Нередко экотипы бывают ограничены в своем распространении лишь частью видового ареала и тяготеют к определенным условиям местообитаний. Лесоводы знают это давно и учитывают при выращивании древесных пород, стремясь предотвратить неблагоприятные экономические последствия. Например, всем известный вид — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) — состоит из ряда климатических рас, которые сменяют одна другую с юга на север и с востока на запад и в соответствующих областях обнаруживают наилучшую способность развиваться. Лапландская сосна из северной Швеции приспособилась к существенно иным проявлениям климатических факторов, чем сосны из Центральной Европы, северной Италии или, тем более, Испании. Деревья первой расы едва ли смогут хорошо расти в южных районах. Здесь мы говорим о климатических экотипах, называемых в лесоводстве расами разного географического происхождения, которые свойственны многим видам важных для лесного хозяйства древесных пород. Но образование экотипов известно и у видов травянистых растений. Укажем лишь на существование равнинных и горных экотипов или таких, которые предъявляют разные требования к почвам (эдафические экотипы).

Если вид в разных частях своего ареала встречается в различных местообитаниях, то это вовсе не всегда следует объяснять возникновением экотипов. Как раз в краевых частях ареалов часто можно обнаружить смену местообитаний, или биотопов.



Мы уже упоминали, что многие виды равнинных восточноевропейских степей в Центральной Европе встречаются только на склонах южной экспозиции, характеризующихся особым микроклиматом с благоприятным для этих растений температурным режимом. Кроме того, многие из них связаны с известковыми почвами, тогда как в областях своего основного распространения они одинаково хорошо растут на всех почвах. Примерами таких растений могут служить прострел обыкновенный (*Pulsatilla vulgaris*), астра златокудрая, или солонечник льновидный (*Aster linosyris*, = *Galatella linosyris*) и многие среднеевропейские орхидеи. В целом можно сказать, что виды, произрастающие в областях с континентальным климатом и встречающиеся на востоке на всех почвах (то есть не приуроченные к каким-либо определенным почвам), тем больше предпочитают известковые почвы, чем дальше к западу или к северу находятся местообитания их представителей. И наоборот, имеются виды, живущие в основном в районах с влажным и прохладным атлантическим климатом, где колебания температуры незначительны; здесь эти виды, в частности вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), встречаются на открытых территориях и растут на самых разных почвах, но в восточных областях они приурочены к кислым, а нередко и к влажным почвам и еще дальше на восток становятся лесными растениями. С другой стороны, многие лесные растения Центральной Европы, произрастающие на легких или умеренно влажных почвах, в сухих областях юго-восточной Европы встречаются только в заболоченных и пойменных лесах.

Такую смену биотопов не следует уподоблять изменению экологического «поведения» растений, скорее речь идет об относительном постоянстве местообитаний. Впервые на это обратил внимание уже упоминавшийся нами эколог растений Вальтер, который дал такую формулировку: «Если в пределах ареала какого-либо вида растений климат меняется определенным образом, то этот вид в свою очередь часто меняет местообитание, или биотоп, что в известной степени компенсирует изменения климата. А это значит, что обеспеченность местообитания вида теплом и водой в пределах ареала остается сравнительно постоянной». В этом и заключается суть правила относительного постоянства местообитаний.

**Высотные пояса.** До сих пор мы рассматривали распространение растений преимущественно, так сказать, по горизонтали. Но можно говорить и об их распространении по вертикали, то есть на разных высотах. Всякий, кому доводилось бывать в горах, мог, поднимаясь все выше, заметить, что на разных

высотах состав видов разный и большинство из них доходит только до определенной высоты или начинает встречаться лишь с определенной высоты. На картах ареалов такое «поэтажное» распространение отобразить трудно, а то и вовсе невозможно. Но для наглядного изображения этого явления можно использовать схемы-профили, например такие, как приведенные здесь и показывающие вертикальное распространение бука лесного (*Fagus sylvatica*) и пихты белой, или европейской (*Abies alba*). Эти профили начинаются на севере (примерно в южной Швеции) и тянутся через Балтийское море, Средне-европейскую равнину, горы Центральной Европы и Альпы до Апеннин на юге. Чем южнее растут эти деревья, тем выше их можно встретить (это относится к буку и пихте). Что касается, например, пихты, то она вообще обитает лишь в горных районах. Такая высотная поясность в распространении растений обусловлена климатом и находится в соответствии с правилом относительного постоянства местообитаний.

Проявление во флоре и растительности дифференцировки на высотные пояса наблюдается на Земле повсюду; эта дифференцировка постоянно и в первую очередь определяется изменением климатических факторов; особую роль играет тепловой режим. Обычно различают шесть высотных поясов. Нижний пояс — пояс равнин, за ним следует пояс холмов, далее — горный пояс (или средний горный). Идущий за ним ореальный пояс<sup>1</sup> охватывает выше расположенные горные районы; верхняя граница распространения леса довольно четко отделяет его от находящихся еще выше субальпийского и альпийского поясов. Хотя такая высотная поясность и проявляется повсеместно, высота расположения поясов в разных районах земного шара весьма различна. Одноименные пояса в тропиках находятся значительно выше, чем в умеренных широтах, а ближе к полюсам они расположены еще ниже и становятся более узкими (см. т. 2). Также различны их флористический состав и совокупность определенных растительных сообществ. Высотный пояс — понятие климатическое; связывать с тем или иным поясом определенные виды растений и типы растительности можно, лишь имея в виду определенный регион.

### Влияние ветра на распространение растений

Помимо теплового и водного режимов к компонентам климата следует отнести и перемещения воздушных масс, которые также оказывают влияние

<sup>1</sup> От греческого *oreades* — горный.





«Ветровая стрижка» (западный берег полуострова Дарсс на севере ГДР)

на растительный покров. Каждый из нас по собственному опыту знает, что ветер приносит влажность или сухость, тепло или холод. Как известно, перемещения воздушных масс имеют первостепенное значение для образования осадков. Достаточно вспомнить ливни в горах, вызванные подъемом воздуха, или столь важные для растений муссоны, приносящие дожди (см. стр. 118). Ветер оказывает влияние не только на растительность, покрывающую большие пространства, он воздействует на нее и локально. Например, в тех районах, где благодаря особому рельефу местности часто дуют теплые ветры с гор (такие, как фен на северных склонах Альп), растут многие южные виды; их так и называют феновыми растениями.

Особенно наглядно действие ветра проявляется в тех областях, где он часто дует с большой силой или продолжительное время (на морских побережьях, островах или в высокогорьях). Здесь он оказывает существенное влияние на водный режим растений, повышая их транспирацию, а потому может даже вообще препятствовать развитию растений, прежде всего — деревьев. С ветром же обычно связаны и сильные механические воздействия. Достаточно привести в пример «подстриженные» им деревья (см. рисунок). Ветви таких деревьев хорошо растут только на подветренной стороне, а защищают их от ветра ветви, находящиеся напротив. Благодаря этому возникает внешне столь характерная, посте-

пенно приподнимающаяся густая крона в виде навеса — кажется, будто она создана искусным садовником с помощью обрезки. Кроны таких деревьев обычно весьма причудливы, и не напрасно иногда говорят о «призрачных лесах».

Правда, на морских побережьях Европы такое прямое действие ветра распространяется в глубь суши лишь на сотни метров, и на общее распространение видов оно не влияет. Иначе обстоит дело в районах Арктики и Антарктики, а также на некоторых островах в океанах — на Кергелене, где постоянно дует сильный ветер, на Фолклендских островах и т. д. Здесь ветер не только препятствует росту деревьев, но вообще оказывает сильное влияние на состав растительного покрова. Именно поэтому известный географ растений Шимпер назвал безлесные субантарктические острова «ветровыми пустынями». Во многих тундровых районах Арктики отдельные деревья или леса встречаются только по берегам рек, где они в какой-то мере защищены от ветра; к тому же влажность почвы здесь относительно высока (см. т. 2).

В последних примерах ветер действует на растения как экстремальный климатический фактор. Но в целом он гораздо важнее как фактор, обеспечивающий расселение многих растений, поскольку он разносит предназначенные для их размножения споры, семена и плоды.

Вероятно, каждый ребенок знает одуванчик и радуется тому, что его плоды так хорошо сдуваются и, подобно маленьким парашютам, даже при слабом ветре перелетают на большие расстояния. Однако одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*) — только один из великого множества видов, чьи зачатки, предназначенные для расселения, разносятся ветром, а «парашюты» — тоже лишь одно из приспособлений, которые образуются для этого у представителей мира растений. Пожалуй, из всех способов расселения растений наиболее эффективно расселение с помощью ветра (анемохория). Приспособленные к разнесению ветром диаспоры, то есть части растений, предназначенные для их размножения, образуются у представителей почти всех растительных сообществ (фитоценозов). Особенно богаты анемохорами обширные, ровные, поросшие травами пространства, такие, как степи и саванны, а также пустыни и фитоценозы гор. Но анемохоры есть даже в густых влажных тропических лесах, хотя и отступают на второй план по сравнению с видами, приспособившимися к расселению животными.

Разнесение зачатков ветром — самый ранний, исходный способ расселения наземных растений. Первыми растениями, которые начали заселять сушу, были растения, размножавшиеся спорами, и



эти споры (клетки, предназначенные для разнесения) переносились ветром. И поныне существуют наземные растения, споры которых разносит ветер, — это грибы, мхи, папоротники, плауны и хвощи. У голосеменных также преобладает анемохория, и даже среди самых разных таксонов покрытосеменных растений имеется множество анемохорных видов.

На страницах этой книги мы коснемся лишь немногих приспособлений к расселению, а изображения некоторых из них также ни в коей мере не в состоянии проиллюстрировать всего их многообразия.

**Крайне мелкие семена и споры.** На первый взгляд к распространению ветром сравнительно просто приспособлены споры и семена, не обладающие особыми структурами, облегчающими их перенесение воздушными течениями, зато исключительно мелкие и легкие. Размеры и минимальная масса таких порошкообразных семян определяются предельной—иногда всего до нескольких клеток—редукцией ткани, запасавшей питательные вещества, и зародыша. В результате у орхидных, вересковых (*Ericaceae*), грушанковых (*Pyrolaceae*), росянковых (*Droseraceae*), заразиховых (*Orobanchaceae*), равно как у представителей преимущественно тропических семейств *Sarraceniaceae*, *Rafflesiaceae*, *Burmanniaceae* и некоторых других, возникают пылевидные семена; масса одного такого семени составляет миллионные доли грамма. Например, семя кокушника рогатого (*Gymnadenia conopsea*), весящее 0,000008 г, можно считать почти «тяжелым»; семена большинства других орхидных весят лишь 0,000003—0,000004, а гудьеры ползучей (*Goodyera repens*) — даже 0,000002 г. Соответственно мала и скорость падения таких семян в воздухе: она составляет 2—40 см/с. Того же порядка величин и скорость падения пыльцевых зерен или спор многих растений. Следовательно, мельчайшие семе-



Плоды и семена растений, приспособившиеся к распространению с помощью ветра:

- 1 — гудьера ползучая (*Goodyera repens*), сем. орхидные;
- 2 — росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia*), сем. росянковые;
- 3 — одноцветка одноцветковая (*Moneses uniflora*), сем. грушанковые;
- 4 — береза пушистая (*Betula pubescens*), сем. березовые;
- 5 — *Terminalia bialata*, сем. Combretaceae;
- 6 — *Macrozamia macrocarpa*, сем. тыквенные;
- 7 — *Saccharanda echinata*, сем. бигнониевые;
- 8 — берест пробковый (*Ulmus minor*, = *U. suberosa*), сем. ильмовые;
- 9 — птелея трехлистная (*Ptelea trifoliata*), сем. рутовые;
- 10 — ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), сем. маслинные;
- 11 — тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*), сем. магнолиевые;
- 12 — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), сем. сосновые;
- 13 — пушица многоколосковая (*Eriophorum angustifolium*, = *E. polystachyon*), сем. осоковые;
- 14 — крестовник весенний (*Senecio vernalis*), сем. сложноцветные, или астровые;
- 15 — козлородник луговой (*Tragopogon pratensis*), сем. сложноцветные, или астровые;
- 16 — стропант щетинистоволосистый (*Strophanthus hispidus*), сем. кутровые.



Морская горчица



Молочай болотный



Падуб остролистный



Подорожник приморский



Крестовник скученный

Офрис мухоносная



на также могут быть перенесены на очень большие расстояния, но об этом имеются лишь крайне скудные и в большинстве случаев косвенные свидетельства. Например, неподалеку от Берлина на территории, с которой был снят дерн, найдена стагачка однолистная (*Malaxis monophyllos*) — орхидея, ближайшее местообитание которой удалено от места находки на 150 км. Появление под Берлином этого вида можно связать только с транспортировкой семян по воздуху. О некоторых других орхидных, произрастающих в ГДР, можно сказать, что их тщетно десятилетиями ищут в тех местах, где они прежде находились, а потом внезапно обнаруживают вновь. Объяснить такое новое появление вида можно только заносом семян из отдаленных районов, а не продолжительным сохранением в почве семян, способных прорасти. Поэтому границы ареалов растений, чьи семена могут быть перенесены ветром, определяются прежде всего теми экологическими условиями, которые занесенные семена встретят в месте, куда они попадут, иными словами, тем, смогут ли они прорасти, а возникшие из них растения — успешно развиваться.

Плоды и семена с крыловидными выростами. Такие семена или плоды свойственны очень многим растениям. Формы крыловидных выростов весьма разнообразны, различна и эффективность рассеивания диаспор, имеющих такие выросты. Плоды или семена, планирующие в воздухе, симметричны, их центры тяжести находятся почти в середине, но слегка смещены вперед. Некоторые из них имеют по два боковых крыла, например плоды берез (*Betula*), ольх (*Alnus*) или отдельных видов тропического рода *Terminalia*, крылатые плоды которых особенно крупны. У других осуществлен принцип «самолет-крыла», то есть имеется лишь одно огибающее плод или семя крыло. Особенно удачным примером может служить *Macrozanonia macrocarpa* — тропическая лиана из семейства тыквенных. Ее семена, «размах крыльев» которых достигает 15 см, наряду с семенами близкого рода *Zanonia* на заре развития авиации служили образцами для конструирования самолетов. Эти семена чрезвычайно легкие (0,25—0,3 г), если принять во внимание их размеры, и уже при очень слабых движениях воздуха эффективно планируют, улетаая на большие расстояния. Особенно богато видами растений с планирующими семенами семейство бигнониевых (*Bignoniaceae*), но и в других семействах есть виды с такими семенами.

Сходным образом устроены плоды и семена, имеющие крыло в виде диска. Если речь идет о

Некоторые виды, о распространении которых говорится в этой главе



плодах, то семя лежит внутри односеменного плода примерно в центре и окружено околоплодником, образующим относительно широкую, округлую или эллиптическую крыловидную кайму. В качестве примеров назовем плоды вязов, или берестов (*Ulmus*), птелеи трехлистной (*Ptelea trifoliata*) и санталового красного дерева (*Pterocarpus*). Семена такого же типа имеются у многих горечавок (*Gentiana*), у представителей семейства кутровых (Аросунасеае) и других растений. Плоды и семена с дисковидным крылом обладают хорошей летучестью и могут быть далеко отнесены ветром.

Меньшие расстояния способны преодолевать плоды и семена, которые, падая, крутятся в воздухе наподобие пропеллеров. Хотя в деталях их строение очень разнообразно, все они обладают общими признаками: у них всего по одному крылу, а центр тяжести расположен сбоку. Поэтому семена и плоды такого типа производят в воздухе быстрые вращательные движения. Таковы, например, всем известные плоды клена (*Acer*), ясеня (*Fraxinus*), тюльпанного дерева (*Liriodendron*), а также семена многих хвойных деревьев (ели, пихты, сосны и др.), ряда представителей семейства Meliaceae (в том числе деревьев, поделочную древесину которых называют красным деревом) и др. Как показали проведенные до сих пор немногочисленные исследования, семена-«пропеллеры» могут быть разнесены ветром примерно на 5 км. И хотя на первый взгляд такие расстояния не кажутся особенно большими, нельзя недооценивать последствия этого разнесения, сказывающиеся на становлении ареала того или иного вида растений, так как в жизни растительного мира фактор времени всегда имеет решающее значение. Как мы увидим ниже (стр. 67), в послеледниковый период сосна распространилась чрезвычайно быстро, а это свидетельствует о том, что даже семена-«пропеллеры» способны весьма эффективно осуществлять расселение растений.

**Плоды и семена с летучками из волосков.** Из диаспор, приспособленных к перенесению ветром, следует упомянуть и те, что снабжены летучками из волосков. Число видов, имеющих такие семена или плоды, чрезвычайно велико, однако формы летучек не столь разнообразны, как формы приспособлений для воздушной транспортировки, которые мы уже рассмотрели. Главное в строении летучек — возможно большее увеличение поверхности, позволяющее снизить скорость падения плодов или семян в воздухе. Центр тяжести плода или семени всегда находится внизу, поэтому полет осуществляется так же, как и полет с парашютом.

Летучка, образованная похожим на кисточку пучком волосков, носит название «хохолка». Таки-

ми летучками обладают плоды многих злаков, например тростника обыкновенного (*Phragmites communis*), а также представителей семейства осоковых, например пушиц (*Eriophorum*), но прежде всего — большинства растений из семейства сложноцветных, или астровых (Compositae, = Asteraceae). Назовем лишь богатые видами роды: ястребинка (*Hieracium*), скерда (*Crepis*), крестовник (*Senecio*), бодяк (*Cirsium*) и чертополох (*Carduus*). Подобные же хохолки имеют семена многих растений, таких, как ивы (*Salix*), тополи (*Populus*) и кипреи (*Epilobium*). Семена многих представителей семейств ластовневых (Asclepiadaceae), бромелиевых (Bromeliaceae) и некоторых других также снабжены хохолками.

По своему строению зонтиковидные летучки сравнительно мало отличаются от хохолков; сама летучка выглядит как зонт с блюдцевидным куполом и относительно длинным стержнем. Такими летучками обладают плоды многих сложноцветных, в частности уже упоминавшегося одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*), видов козельца (*Scorzonera*) и козлобородника (*Tragopogon*). Многие представители семейств ворсянковых (Dipsacaceae) и валериановых (Valerianaceae) также имеют плоды с зонтиковидными летучками, а семена с такого же типа приспособлениями для полета встречаются среди видов рода строфант (*Strophanthus*) — важных лекарственных растений.

Хохолки и зонтиковидные летучки обеспечивают в высшей степени эффективное разнесение плодов или семян по воздуху; такие плоды и семена даже называют «парашютными десантами наземных растений». Упомянем еще раз о территории близ Берлина, с которой удалили дерн, что позволило проследить за поселением растений заново. Здесь среди видов, обнаруженных в первые годы, не менее 86% составляли анемохоры. А среди последних примерно поровну было видов, размножающихся мельчайшими, переносимыми ветром семенами, и видов, имеющих плоды или семена с хохолками или зонтиковидными летучками. При заселении растениями острова Кракатау, растительный покров которого был полностью уничтожен в результате извержения вулкана в 1883 г., наблюдалась аналогичная картина: все растения, выросшие там в первые годы после извержения, были анемохорами, причем большинство из них размножалось мельчайшими семенами. На втором месте оказались растения, образующие плоды и семена с летучками. Следовательно, диаспорам пришлось преодолеть расстояние не менее 40 км.

Немало видов центральноевропейской флоры заселило эту область Европы лишь в относительно недавнее историческое время. Об этих «неофитах» мы еще будем говорить (см. стр. 77—82). Сейчас же





Расселение крестовника скученного (*Senecio congestus*) в Западной и Центральной Европе.

Красной краской отмечены северные районы Среднеевропейских гор.

следует подчеркнуть, что многие из них — представители сложноцветных, которые могут быстро расселяться благодаря тому, что их плоды имеют летучки. Достаточно хорошо известно, как увеличился ареал крестовника весеннего (*Senecio vernalis*), вида, который теперь часто встречается на полях и сухих лугах, развившихся на песчаных почвах. Его исходный ареал находится в континентальных восточноевропейских степях. В XVIII в. крестовник весенний впервые появился в северо-восточных районах современной Польши, затем быстро проник на запад и примерно в 1860 г. широким фронтом расселился примерно до рек Эльбы и Саале. К началу нынешнего века этот вид достиг р. Везера, а немногим позже — области Рейна.

Поистине скачкообразное проникновение другого вида этого рода — крестовника скученного (*Senecio congestus*) — можно было наблюдать в самое последнее время. Этот вид распространен прежде всего в Сибири и континентальной Восточной Европе, а в Центральной и Западной Европе считался до недавнего времени редкостью. Тем не менее в 1957 г. он внезапно и обильно развился на пolderе Восточный Флеволанд (Нидерланды). Там, на одном из осушенных участков озера Зейдер-Зе, возникли обширные илистые пространства с чрезвычайно благоприятными для жизни этого вида условиями. Отсюда последовало очень быстрое его расселение в восточном направлении (см. карту). На протяжении нескольких лет этот вид крестовника проник на сотни километров к востоку и заселил новые для него территории. Как видно на карте, основное направление расселения крестовника совпадает с направлением господствующих ветров. Плодоношение у растений этого вида, развившихся

на голландском пolderе, было столь обильным, что по воздуху переносились целые облака из его плодов. Однажды за ними удалось следовать на автомобиле на протяжении более 90 км; в другом случае их наблюдали даже в 120 км от местности, где они начали свой полет. Этот пример убедительно показывает, что при благоприятных условиях плоды с хохолками могут преодолевать очень большие пространства и поэтому играют важную роль при расселении растений.

«Перекасти-поле». Рассмотрим еще один способ рассеивания семян или плодов с помощью ветра, который встречается у целого ряда степных и пустынных растений, носящих название «перекасти-поле». В степях и в пустынях к концу вегетационного периода некоторые растения высыхают; ветер отрывает их от подземных органов целиком или по частям. Отрываются даже крупные изогнутые ветви с сидящими на них плодами. К этому времени представители большинства таких видов становятся в большей или меньшей степени шарообразными,

Распространение молочая болотного (*Euphorbia palustris*) в Центральной Европе (по Beger).

- 1 — обильное;
- 2 — отдельные местонахождения;
- 3 — места, где вид исчез.







Свербига европейская (*Bunias europaea*) в степи Юго-Восточной Европы (СССР).

Наземные части растения, несущие плоды, позднее обламываются и образуют так называемое перекати-поле.

что способствует их перемещению. При сильном ветре они быстро катятся, подпрыгивая, по степям и пустыням, и при этом постепенно теряют семена или плоды. Подобный тип рассеивания семян встречается в самых разных семействах. Например, в восточноевропейских степях таким способом расселяются репник многолетний (*Rapistrum perenne*), катран татарский (*Crambe tatarica*), свербига европейская (*Bunias europaea*), качим метельчатый (*Gypsophila paniculata*), солянка чумная, или поташник (*Salsola pestifera*, = *S. kali*), виды володушки (*Bupleurum*) и синеголовника (*Eryngium*), а на востоке Средиземноморской области и в Северной Африке — растение, известное под названием «иерихонская роза» (*Anastatica hierochuntica*), и другие, распространяющиеся таким же способом.

## Влияние воды на распространение растений

Как и влияние температуры и ветра, влияние воды на распространение растений также проявляется разнообразно. Прежде всего следует сказать о зна-

чении осадков, то есть о действии воды как климатического фактора. Подобно температуре, осадки определяют существование на Земле основных зон растительности, которые одновременно оказываются и климатическими зонами. Тем самым осадки опосредованно влияют и на распространение многих растений. Однако внутри этих основных зон влияние воды как климатического фактора на определение границ ареалов проявляется меньше. Это в первую очередь относится к гумидным областям, где дожди обильны и где этот фактор едва ли сколько-нибудь значим в этом отношении. Ведь дифференциация местообитаний на более сухие и более влажные существует почти повсюду, поэтому она вряд ли влияет на определение границ ареалов.

Совершенно иная картина наблюдается в тех случаях, когда мы обратимся к водным и многим болотным растениям. Для них вода либо непосредственно служит средой обитания, либо оказывается по крайней мере доминирующим фактором внешней среды. Во многих отношениях вода оказывает нивелирующее действие. Ее температура обычно подвержена сравнительно небольшим колебаниям; действие максимальных и минимальных температур непродолжительное, а их абсолютные значения относительно невелики. Поэтому различия, обусловленные положением местообитаний на разных высотах, у водных растений обычно менее выражены, чем у наземных. Основной видовой состав водной флоры равнинного пояса, пояса холмов и даже нижнего горного пояса примерно одинаков, хотя, конечно, имеются и различия. Количество выпадающих осадков и их приуроченность к определенным временам года не имеет почти никакого значения для озерных водных растений, а также для обитателей текущих вод, если в течение года сохраняется определенный средний уровень поверхности воды. Водные растения часто распространены на очень больших территориях, которые нередко охватывают несколько климатических зон. В качестве примеров можно привести рдесты (*Potamogeton*), уруть колосистую (*Myriophyllum spicatum*), роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum*), стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*) и сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*).

**Растения речных долин.** Особое значение вода имеет и для тех растений, чьи семена или плоды она разносит. Это ясно обнаруживается у так называемых видов речных долин; такие растения встречаются в местообитаниях, расположенных вдоль крупных рек. Примером может служить молочай болотный (*Euphorbia palustris*) (см. карту). Но этот крупный, достигающий 1,5 м в высоту молочай —







вовсе не водное растение, а обитатель влажных пойменных лесов.

**Растения морских побережий.** К числу видов, которые расселяются с помощью воды, относятся и многие представители флоры наших морских побережий. Это растения, развивающиеся на заливаемых пляжах: лебеда прибрежная (*Atriplex litoralis*), лебеда красивоплодная (*Atriplex calotheca*), лебеда почти голая (*Atriplex glabriuscula*), морская горчица (*Cakile maritima*), катран приморский, или морская капуста (*Crambe maritima*), а также растущие на дюнах: песколюб песчаный (*Ammophila arenaria*) или колосняк песчаный (*Elymus arenarius*). Многие из перечисленных видов (например, морская капуста) ограничены в своем распространении только морскими побережьями, другие же имеют еще и расположенные далеко от моря ареалы, обычно находящиеся в Центральной Азии. Но по морским берегам такие растения расселяются с помощью воды (морских течений).

В тропиках имеются виды, расселение которых целиком или преимущественно обеспечивается морскими течениями; пример тому — кокосовая пальма (*Cocos nucifera*). Она встречается в тропиках почти на всех морских берегах и даже стала их своеобразным символом. Родом это растение, по-видимому, из Бразилии. Оттуда кокосовая пальма расселилась через все тропические моря вплоть до самых отдаленных коралловых островков. Пантропическое распространение некоторых видов мангровых<sup>1</sup> растений, вероятно, тоже можно объяснить расселением их с помощью морских течений. Ведь даже тот факт, что многие виды Малазийской флористической области проникли далеко на восток, на острова Тихого океана, становится вполне понятным, если принять во внимание господствующие в этом районе ветры и морские течения.

### Влияние почвы на распространение растений

Между растениями и почвами также существуют очень тесные и многообразные взаимосвязи. Почву определяют как «самый верхний слой коры выветривания Земли, который приобрел свои важнейшие свойства под влиянием климата и живых существ». Формирование почвы вообще невоз-

<sup>1</sup> Мангры, мангровые леса — тропические леса илистых побережий, заливаемых во время приливов.



Распространение морской горчицы (*Cakile maritima*)

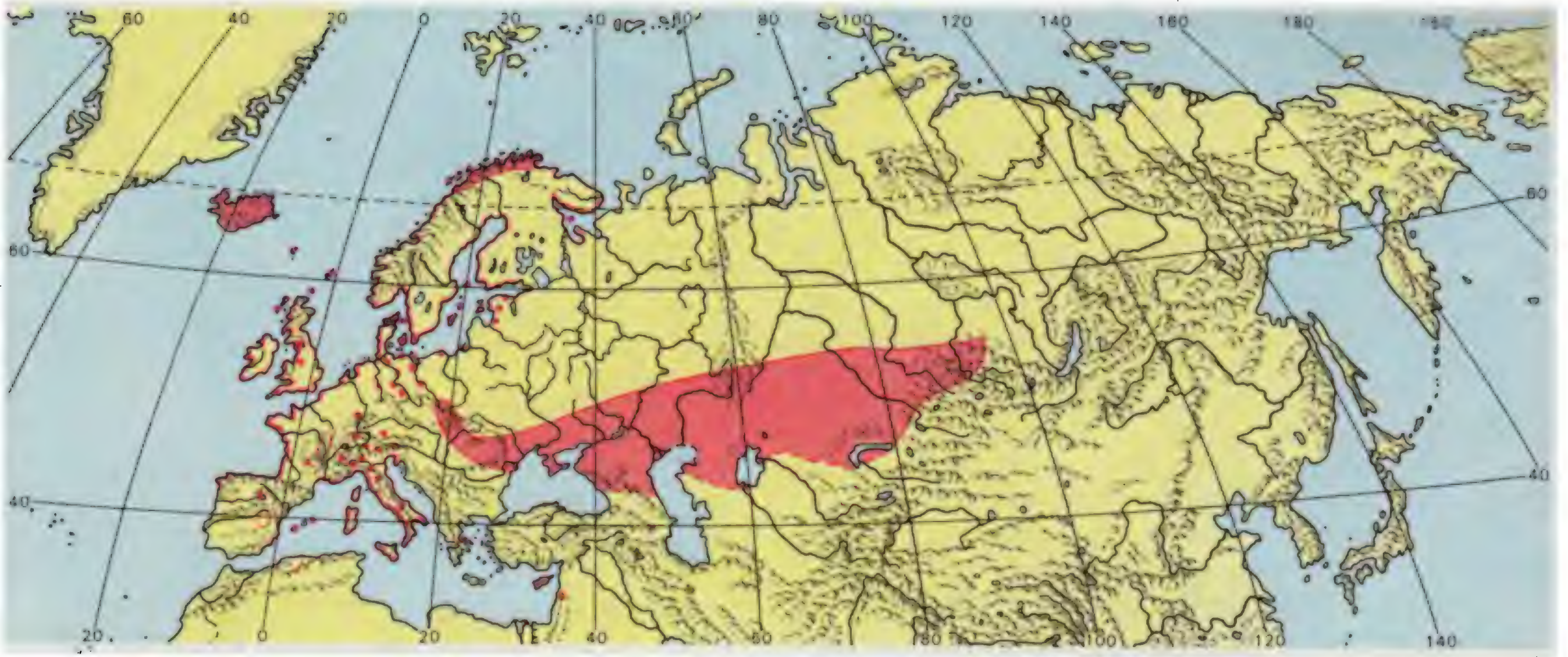
можно без участия растений. Но и почва в свою очередь в высшей степени важна для растений, поскольку в ней содержатся питательные вещества и запас влаги. Правда, вид почвообразования зависит не только от растений, но и от состава исходного минерального материала и — в значительной мере — от климата.

Мы не имеем возможности подробнее рассмотреть почву как сложную структуру, сформировавшуюся под влиянием целого ряда факторов. Достаточно подчеркнуть, что на Земле имеется ясно выраженное соответствие между основными зонами растительности и главными типами почв. И в этом нет ничего удивительного, так как и те и другие зависят от климатических условий. В тех разделах книги, где речь пойдет об отдельных зонах растительности, мы еще остановимся на этих взаимосвязях.

Если влияние почвы на растительность — при рассмотрении этого вопроса в глобальном масштабе — прослеживается четко, то часто очень трудно оценить, как воздействуют почвы или отдельные почвенные факторы на формирование ареалов видов.

**Растения засоленных почв.** Наиболее ярко проявляется зависимость между общим распространением, ареалами и почвенными факторами в тех случаях, когда один из почвенных факторов доминирует и





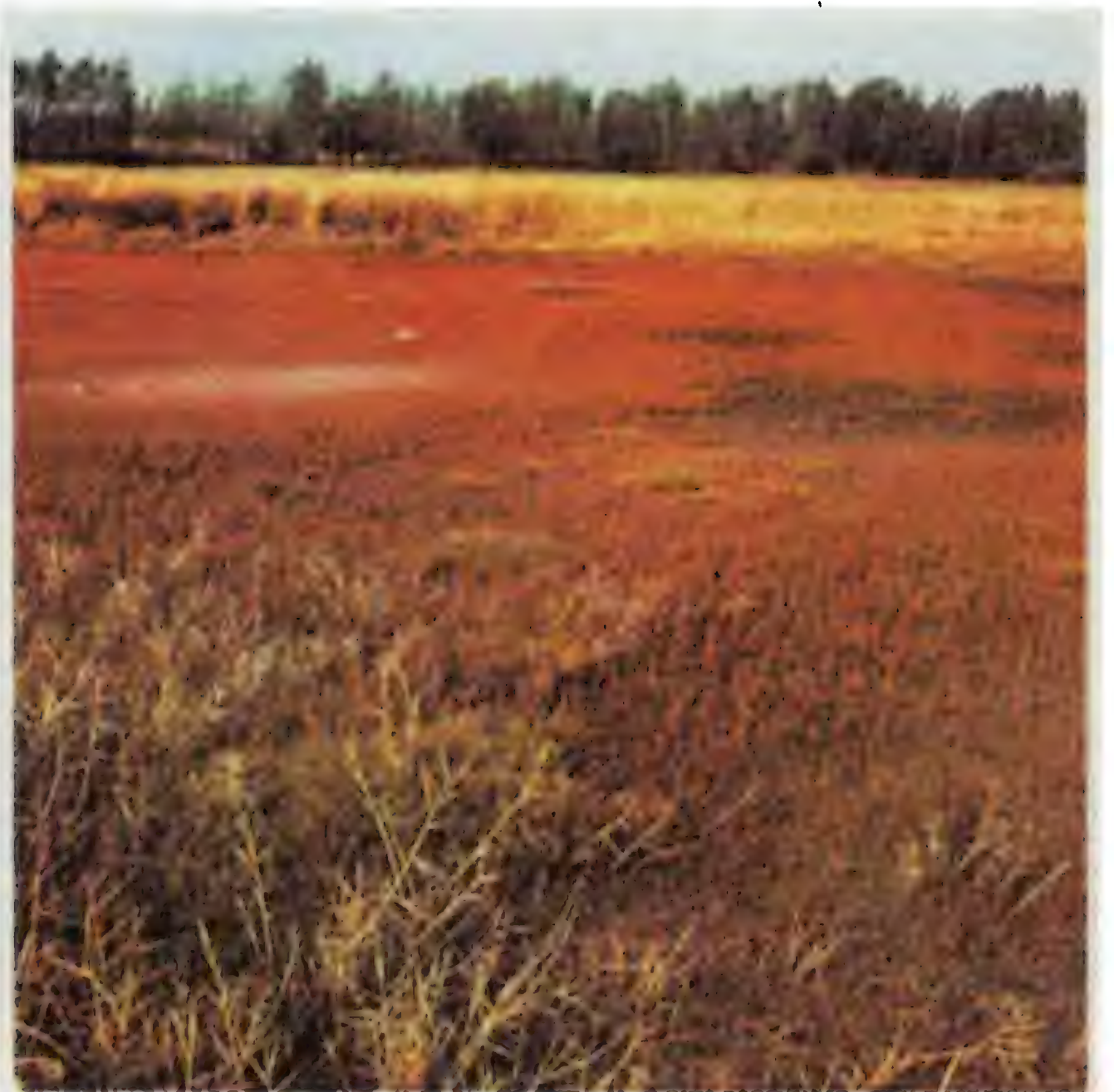
Распространение подорожника приморского (*Plantago maritima*)

оказывается экстремальным. Это положение хорошо иллюстрируют растения, произрастающие на засоленных почвах. В их распространении очень много общего и заслуживающего внимания. При рассмотрении ареала, например, подорожника приморского (*Plantago maritima*), обычного растения солончаковых лугов, бросается в глаза, что подавляющая его часть находится во Внутренней Азии. Эти восточные районы Туранской флористической области богаты засоленными почвами. Оттуда этот вид распространился на запад; он встречается местами по берегам Средиземного моря, Атлантического океана, Северного и Балтийского морей и проник даже на арктические побережья. Затем он заселил территории с засоленными почвами, рассеянные по всей Европе, но находящиеся вдали от морей. Почти так же распространены солерос европейский (*Salicornia europaea*), сведа приморская (*Suaeda maritima*), млечник приморский (*Glaux maritima*), солянка калийная (*Salsola kali*), полынь приморская (*Artemisia maritima*), лебеда прибрежная (*Atriplex litoralis*), ситник Жерара (*Juncus gerardii*) и другие виды. Очевидно, что для формирования ареалов всех этих растений климат имеет второстепенное значение, так как они хорошо развиваются в районах с разным климатом. Стоит лишь вспомнить, насколько различны климатические условия жарких центральноазиатских полупустынь и морских побережий северной Норвегии и Кольского полуострова. И хотя не все растения засоленных почв встречаются в областях со столь разным климатом (а у некоторых видов можно обнаружить даже опреде-

ленную зависимость ареала от климата), все же решающее значение для их распространения имеет содержание соли в почве.

Некоторые виды для нормального развития нуждаются в присутствии в почве поваренной соли в определенной концентрации; их называют галофитами или растениями засоленных почв в узком

Осенняя окраска солероса (*Salicornia*), выросшего на удаленном от моря местообитании с засоленной почвой





смысле слова. Таковы, например, солерос, сведа приморская, а также виды мангровых лесов. Другие виды оказываются лишь солевыносливыми: они так же хорошо растут и на почвах, не содержащих соли. При этом важно, что все эти растения способны хорошо развиваться в местообитаниях с засоленными почвами, где условий для жизни других растений нет. Здесь они не испытывают конкуренции со стороны других видов и потому господствуют. Следовательно, в их существовании и распространении немаловажную роль играет такой фактор, как конкуренция.

**Растения почв, содержащих тяжелые металлы.** Подобную же зависимость распространения растений от экстремальных почвенных факторов обнаруживают и другие «почвоприуроченные» виды, например обитающие на почвах, содержащих тяжелые металлы. Такая зависимость, особенно при наблюдении этого явления на небольших территориях, часто настолько резко бросается в глаза, что соответствующие растения даже называют «индикаторами почв». Соли тяжелых металлов — меди, свинца, цинка и др. — для большинства растений ядовиты. Имеется лишь сравнительно немного видов (или подвигов и разновидностей), которые могут расти на таких почвах и, разумеется, почти не испытывать конкуренции со стороны других растений. Например, один из подвигов минуарции весенней (*Minuartia verna* subsp. *hercynica*) встречается в восточных предгорьях Гарца только в районе выхода на поверхность медистых сланцев и растет на отвалах, возникших при разработке этой горной породы. Так же растут некоторые специализировавшиеся подвиды или разновидности армерии приморской, или обыкновенной (*Armeria maritima* subsp. *halleri*, subsp. *bottendorffensis* и др.), и смолевки-хлопушки (*Silene vulgaris* var. *humilis*). Некоторые из этих подвигов и разновидностей встречаются и в других районах, но на так называемых гальмейных почвах, содержащих цинк. Кроме того, особую флору мы встречаем на серпентиновых почвах, содержащих труднорастворимые и крайне медленно разрушающиеся силикаты магния. Два папоротника — *Asplenium adulterinum* и *Asplenium cuneifolium* (виды рода костенец) — даже называют серпентинными, так как они растут почти всегда только на этой почве. Правда, зависимость перечисленных растений от почв, содержащих тяжелые металлы, не непосредственная; в таких местообитаниях не менее существенную роль играет отсутствие конкуренции со стороны других видов.

Викарирующие виды, растущие в Альпах на силикатных и известковых почвах

На силикатных почвах  
Рододендрон ржавый

*Rhododendron ferrugineum*



На известковых почвах

Рододендрон жестковолосый  
*Rhododendron hirsutum*



Горечавка Коха  
*Gentiana kochiana*



Горечавка Клузия  
*Gentiana clusii*



Лютик приальпийский  
*Ranunculus alpestris*



Лютик ледниковый  
*Ranunculus glacialis*



Прострел серно-желтый  
*Pulsatilla sulphurea*



Прострел альпийский  
*Pulsatilla alpina*







На карте темно-зелеными точками показано распространение офрис мухоносной (*Ophrys insectifera*) в Герцинской природной области; светло-зеленый цвет указывает на распространение известковых почв.

**Растения известковых почв (кальциефилы).** Очень резкие изменения флоры почти всегда наблюдаются там, где известковые горные породы граничат с силикатными (кремнистыми). Это заметно в центральноевропейских холмистых предгорьях, сложенных триасовыми породами, на границе между раковинными известняками и пестрыми песчаниками, но особенно — в Альпах при переходе от известняков к коренным докембрийским кристаллическим массивам. Как на известковых, так и на кислых силикатных почвах растут совершенно определенные, часто близкородственные виды, сменяющие друг друга. Некоторые широко известные примеры такого экологического, а именно эдафического, викаризма приведены на рис. на стр. 41.

Число видов, которые принято считать кальциефилами, очень велико. Но, как показывает точный анализ, многие из них в пределах своих ареалов вовсе не обязательно связаны с известью; такая связь прослеживается только в отдельных частях ареалов. Правда, в этих случаях она может быть удивительно тесной. Мы уже указывали на то, что многие виды, основные области распространения которых находятся в Средиземноморье или в степных районах Юго-Восточной Европы и которые в центральных частях своих ареалов растут на разных почвах, в Центральной Европе вблизи северных границ ареалов встречаются только на почвах, богатых известью. Примером может служить распространение офрис мухоносной (*Ophrys insectifera*, = *O. muscifera*) в Герцинской природной области. Здесь эта орхидея строго приурочена к маломощным, то есть имеющим небольшую глубину известковым почвам, о чем свидетельствуют места ее находок, нанесенные на карту выхода известняков. Столь же



явную приуроченность к известковым почвам обнаруживают в этом районе калина-гордовина (*Viburnum lantana*) и другие виды.

В ряде районов такие виды вполне могут служить индикаторами известковых почв. Но идет ли при этом речь о подлинных кальциефилах, то есть растениях, которым высокое содержание извести в почве необходимо для нормального развития, — вопрос другой. Согласно новейшим исследованиям, предпочтение известковых почв или местная приуроченность к ним могут быть вызваны разными причинами. На одну из них мы уже обращали внимание: известковые почвы сравнительно теплые и сухие. В соответствии с правилом относительного

постоянства местообитаний неблагоприятное действие общих климатических условий здесь компенсируется местным действием почвенного фактора, приравненного климатическому, и эти виды могут хорошо развиваться именно в таких местообитаниях. Иными словами, здесь растения реагируют в первую очередь не на кальций как на химический компонент, а скорее на физические свойства почвы. Но для иных видов решающее значение имеет реакция почвы, которая определяется содержанием в ней извести. Итак, проблема растений-кальциефилов в целом весьма многоплановая и во многом еще не решена.



# Живой мир, окружающий растения

Растения испытывают на себе не только химические и физические воздействия окружающей среды; в неменьшей мере они подвержены влияниям биотических факторов, то есть окружающего их мира живых существ. Правда, из числа биотических факторов в геоботанике принято исключать человека, его прямое и косвенное воздействие на флору и растительность. Влияние человека на мир растений с течением времени стало столь глубоким и многообразным, что его необходимо рассматривать отдельно, как особый «антропогенный фактор» (см. стр. 73).

Здесь же, имея в виду распространение растений, мы ограничимся лишь анализом взаимоотношений самих растений, а также взаимоотношений между растениями и животными.

## Взаимовлияние растений, конкуренция

Выше мы уже неоднократно упоминали о значении конкуренции для распространения видов и их присутствия в тех или иных местообитаниях. Вместе с тем мы отмечали, что растения, как правило, растут не поодиночке, а встречаются вместе с другими: это могут быть представители того же вида или — в большинстве случаев — разных видов; они образуют растительные сообщества. Поэтому распространение растений — не только экологическая, но и фитоценологическая проблема.

Однако нет правил без исключений. Бывает, что и в естественных условиях растения встречаются в виде отдельно существующих экземпляров, иными словами, они растут в таких местообитаниях, где нет конкуренции со стороны других растений. Чаще всего это наблюдается вблизи границ существования растений, например на территориях, примыкающих к сухим или холодным пустыням, а также в местах, где господствуют экстремальные условия внешней среды. Хорошим примером сказанному может служить вельвичия (*Welwitschia mirabilis*), встречающаяся в пустыне Намиб (см. рисунок на стр. 16). Растения одного вида могут заселять территории, не имеющие растительного покрова, появляющиеся в результате оползней, образования наносного грунта у морских берегов или при

возникновении новых островов. У „первопоселенцев” здесь какое-то время конкурентов нет, но обычно это длится недолго. Так, на прибрежных мелководьях, где глубина достигает 30—40 см от среднего уровня воды во время приливов, появляются отдельные экземпляры солероса европейского (*Salicornia europaea*), сначала отдаленные друг от друга на многие метры. На этой стадии растения не испытывают взаимного влияния, и поэтому о растительном сообществе говорить еще нельзя. Здесь проявляется влияние только абиотических факторов. Но достаточно очень незначительного повышения уровня грунта на мелководном участке, чтобы солерос образовал сплошные густые заросли. Так возникает растительное сообщество, состоящее только из растений этого вида, — *Salicornietum*.

Но сообщества, состоящие из представителей одного и того же вида, — особые случаи развития растительности на Земле; обычно такие сообщества не занимают больших площадей. Чаще всего в сообщества объединяются разные виды растений; длительное время и успешно они развиваются совместно только там, где могут противостоять конкурентам в борьбе за территорию, свет, питательные вещества и воду. Конкуренция отражается на возможностях распространения растений гораздо существеннее, чем принято думать. В большинстве случаев ареал какого-либо вида охватывает не ту территорию, на которой климатические и почвенные условия позволяют ему расти, а ту, которую он в состоянии удержать за собой, конкурируя с другими видами. Потенциальный ареал, то есть территория, отвечающая требованиям вида к климату и почвам, как правило, значительно больше истинного ареала. Насколько велико это различие, показывают некоторые растения, обитающие на засоленных почвах и упомянутые в предыдущем разделе. Поскольку они встречаются в местообитаниях, где конкуренция со стороны других видов выражена слабо, они проникают по морским побережьям, по-видимому, почти до границ своих потенциальных ареалов. Тот факт, что в удаленных от моря районах их распространение ограничено только участками с засоленными почвами, — тоже следствие конкуренции.

Практика садоводства и лесоводства дает нам



множество превосходных примеров того, что конкуренция ограничивает распространение растений в природе. Так, очень многие виды, не входящие в состав флоры какой-либо области, хорошо там развиваются в садах и парках, поскольку не испытывают конкуренции других видов. Можно также вспомнить о еловых и сосновых насаждениях, которые встречаются во многих районах Центральной Европы. В естественных условиях ель обыкновенная (*Picea abies*) растет здесь лишь высоко в горах на отдельных, подобных островкам, участках. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) в естественных условиях встречается на низменностях не часто; она растет на молодых прибрежных дюнах, на бедных питательными веществами песках, на болотах и скалах. Все остальные местонахождения этих двух видов возникли как результат деятельности лесоводов. И примечательно, что в лесопосадках эти деревья могут расти несравненно лучше, чем в немногих естественных местообитаниях. Это явление тоже связано с устранением конкуренции. Как показали исследования (см. схему), у сосны физиологический оптимум, а следовательно, и лучший рост связаны в отсутствие конкуренции с умеренно влажными почвами, богатыми питательными веществами. Правда, на бедных песчаных почвах или на сырых, кислых болотах она все же может расти благодаря своей нетребовательности, но ее ствол достигает здесь небольшой высоты и дает ничтожный выход древесины. Тот факт, что в естественных

условиях сосна встречается в Центральной Европе на столь бедных местообитаниях, то есть обнаруживает экологический оптимум здесь, объясняется тем, что на лучших почвах ее вытесняют многие лиственные деревья.

Почти во всех проведенных до сих пор исследованиях случаев конкуренции было отмечено, что ее действие способствует отклонению экологического оптимума от физиологического и что наличие вида в естественных природных условиях редко определяется непосредственно факторами местообитания. Последние обуславливают распространение растений лишь косвенно, меняя возможности проявления конкуренции. Большие различия, существующие между потенциальными и фактическими ареалами многих видов, объясняют, почему часто рискованно делать выводы об экологических особенностях того или иного вида, исходя из его распространения.

## Опыление растений животными и распространение растений

Как уже упоминалось, современная флора Земли представлена в основном цветковыми (покрытосеменными) растениями; из них же главным образом состоят и растительные сообщества. А цветки большинства видов покрытосеменных опыляются с помощью животных. Поэтому между зоофильными видами растений и животными-опылителями, естественно, устанавливаются тесные взаимоотношения. Тот или иной зоофильный вид встречается только там, где имеются соответствующие животные-опылители.

Опубликовано множество работ о причинах посещения цветков животными, о самих таких животных, о взаимной приспособленности цветков и опылителей и т. д. Появилась даже специальная отрасль биологии — биология цветения. Однако мы по-прежнему знаем очень мало о том, каким образом зоофилия влияет на распространение растений, то есть на формирование ареалов отдельных их видов.

Крайне специфичные взаимные приспособления растений и животных-опылителей, особенно если взаимосвязь устанавливается на видовом уровне (вид растения — вид опылителя), обнаруживаются, по-видимому, не очень часто. Так, цветки некоторых орхидей настолько специализированы, что опыление может быть произведено лишь очень немногими насекомыми. К числу видов, чьи крайне ограниченные ареалы, вероятно, связаны с областями распространения насекомых, опыляющих растения этих видов, относится встречающаяся на Мадагаскаре орхидея *Angraecum sesquipedale*, цветки кото-

Схематическое изображение физиологической и экологических кривых развития сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*)





рой имеют шпорцы длиной до 20 см. То же можно сказать и о североамериканских видах юкки (*Yucca*), опыляющихся разными видами моли рода *Pronuba*. Юкку нитчатую (*Yucca filamentosa*), нередко культивируемую у нас в качестве декоративного растения, опыляет *Pronuba yuccasella*, юкку коротколистную (*Yucca brevifolia*) — моль *Pronuba synthetica* и т. д. Поскольку размножение этих видов моли зависит от юек так же, как и размножение юек зависит от моли, нелегко решить, какой из партнеров — растение или животное — влияет на распространение другого. У инжира, или фиği (*Ficus carica*), выявлена столь же непосредственная и взаимная зависимость от насекомого-опылителя — осы-орехотворки (*Blastophaga grossorum*).

В тропиках и субтропиках немаловажную роль в опылении растений играют птицы. Насчитывается примерно 2000 видов птиц, посещающих цветки; число опыляющихся с помощью птиц (орнитофильных) видов растений также весьма велико. Главные птицы-опылители, обитающие в Старом Свете, — нектарницы (Nectariniidae). Они встречаются в Африке до южной границы Сахары, в Азии — до Ирана, западного Пакистана и южного Китая, а также в Австралии, Новой Зеландии и на архипелагах Тихого океана до Соломоновых остро-

вов. Северная граница распространения этих медососов<sup>1</sup> примерно соответствует таковой многих орнитофильных растений, таких, как виды родов банан (*Musa*), гибискус (*Hibiscus*), эритрина (*Erithrina*), ремнецветник (*Loranthus*), шерстяное дерево (*Bombax*) и т. д., так что связь между распространением этих растений и опыляющих их птиц вполне вероятна. Но и здесь остается невыясненным, какой из партнеров ограничивает распространение другого. То же можно сказать и о растущем в Палестине полупаразитном виде *Loranthus acaciae* из семейства ремнецветниковых, который встречается значительно севернее, чем другие растения, опыляемые птицами, и связан с распространением медососа *Cinnyris osae*<sup>2</sup>.

К наиболее важным птицам-опылителям, живущим в Америке, относятся колибри (Trochilidae). Они распространены не только в тропиках, но и в областях с прохладным, умеренным климатом.

<sup>1</sup> Орнитологи различают два семейства воробьинообразных птиц, питающихся нектаром и переносящих пыльцу с цветка на цветок: медососовые (Meliphagidae) и нектарницевые (Nectariniidae).

<sup>2</sup> Здесь неточность: род *Cinnyris* относится не к медососовым, а к нектарницевым.

Юкка (*Yucca*) в естественном местообитании в пустыне Мохаве (Калифорния)

*Heliconia* — растение из семейства банановых, нередко встречающееся в тропиках и опыляющееся с помощью птиц







Паразитирующая на лиственных деревьях омела белая (*Viscum album*) расселяется с помощью птиц



Вольфия бескорневая (*Wolffia arrhiza*) — самое мелкое из покрытосеменных растений, достигающее в поперечнике 1 мм

## Животные — распространители плодов и семян

Животные важны для растений не только как опылители; они нередко участвуют в разнесении плодов, семян и вегетативных органов растений. О зоохории — так называют этот способ расселения — накоплено множество сведений. Но все же мы еще сравнительно мало знаем о том, как она сказывается на распространении соответствующих видов растений, то есть насколько важна для их расселения. Уже давно известно, что семена растений значительного числа видов нашей флоры растаскивают муравьи (мирмекохория). Правда, они разносят семена на небольшие расстояния, обычно не свыше 100 м. Поэтому может возникнуть мысль, что роль мирмекохории едва ли существенна. Но такое заключение было бы слишком поспешным, поскольку при этом не было бы учтено одно важное обстоятельство, имеющее прямое отношение к этому природному явлению, а именно фактор времени. Развитие мира растений и расселение видов — процесс чрезвычайно длительный, и в течение этого долгого времени происходило накопление любых, даже мельчайших изменений, которые в итоге оказывались в высшей степени существенными.

**Распространение животными, запасавшими плоды и семена.** Как и муравьи, очень многие птицы, грызуны и другие животные растаскивают семена и плоды, создавая для себя запасы. Но довольно часто

об этих запасах забывают или отказываются от них, если они повреждены. Наиболее активные собиратели запасов среди птиц — сойки, дятлы и вороны. Для естественного возобновления древесных пород животные очень важны, поскольку они могут переносить даже сравнительно тяжелые семена или плоды на большие расстояния. Так, например, возобновление сосны кедровой европейской, или кедра европейского (*Pinus cembra*), в значительной мере зависит от сбора семян деревьев этого вида кедровками (*Nucifraga caryocatactes*), а в расселении европейских дубов участвуют грачи, дятлы, белки, но прежде всего — сойки (*Garrulus glandarius*). Насколько значительны масштабы такого растаскивания, показали наблюдения, проведенные Л. Шустером в дубовом лесу близ Фогельсберга, занимающем площадь примерно 37 га. Там во время 30-дневного сбора 65 соек унесли по меньшей мере 300 000 желудей. Иными словами, на долю каждой сойки пришлось примерно 4600 желудей. Даже если лишь часть из них проросла, то это все равно свидетельствует о действенности расселения растений с помощью животных. Таким же образом расселяются орешник-лещина, орех грецкий, настоящий каштан и др. Вероятно, участие перечисленных выше животных играло первостепенную роль в «возвращении» этих древесных пород с юга на север после отступления ледника. Иначе вряд ли можно объяснить очень быстрое расселение в послеледниковое время именно тех растений, которые образуют тяжелые плоды (см. также стр. 69).



Ясменник душистый  
*Asperula odorata*

Репешок пахучий  
*Agrimonia odorata*



Люцерна маленькая  
*Medicago minima*

Чернокорень  
лекарственный  
*Cynoglossum officinale*

Пупырник  
узловатый  
*Torilis nodosa*



*Harpagophytum procumbens*

Гравилат речной  
*Geum rivale*



Дурнишник беловатый  
*Xanthium albinum*

Черда  
трехраздельная  
*Bidens tripartita*

*Ibicella lutea*

**Эндозоохория.** Плоды и семена часто входят в состав пищи животных. При этом прохождении семян через пищеварительный тракт служит не только предпосылкой их распространения, но и подготавливает семена к прорастанию. Процесс, при котором животные съедают семена, а затем выбрасывают их уже способными прорасти, называют эндозоохорией.

Травоядные животные (коровы, овцы, козы, серны, северные олени и др.) обычно поедают с кормами, особенно осенью, огромное количество семян. Анализы экскрементов показали, что содержание в них семян, сохранивших способность к прорастанию, а следовательно, и эффективность расселения растений таким способом, весьма высоки. Ту же картину можно наблюдать в горных, в арктических и даже тропических областях. А поскольку многие дикие животные очень подвижны и нередко перемещаются внутри обширных территорий, они разносят семена на значительные расстояния.

Семена многих растений окружены сочными, мясистыми тканями. Их морфологическая природа может быть совершенно различной: речь может идти о тканях, принадлежащих самому семени, о целом околоплоднике или его части, о цветоложе, о мясистом придатке, охватывающем основание семени (ариллус), и т. д. Но функция их в общем одна и та же: они привлекают животных и поедаются ими. Правда, животные, которые питаются только плодами, водятся лишь в тропиках и субтропиках. К их числу относятся многие обезьяны, полуобезьяны, крыланы, летучие мыши, сумчатые крысы (опоссумы) и др. Впрочем, и всеядные животные, и травоядные, и даже хищники едят сочные плоды. Лисы, например, осенью охотно и в больших количествах поедают чернику, бруснику, рябину и т. д.

Эндозоохория главным образом и почти повсюду связана с птицами. Многие виды растений распространяются только эндозоохорно и только птицами, например омела (*Viscum*), бересклет (*Euonymus*), бузина (*Sambucus*), можжевельник (*Juniperus*), тис ягодный (*Taxus baccata*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*) и др. Хотя семена в пищеварительном тракте птицы находятся всего несколько часов, этого достаточно, чтобы они оказались перенесенными нередко на километры. Правда, эндозоохорно семена разносятся преимущественно на меньшие расстояния, поскольку многие птицы, как и млекопитающие, обычно перемещаются лишь внутри ограниченной территории. Но животные,

*Плоды, прицепляющиеся к покровам животных и распространяющиеся таким способом (эпизоохорно)*



совершающие большие перемещения, такие, как северные олени или перелетные птицы, могут разносить семена очень далеко. И если такие перемещения происходят ежегодно, то даже при условии переноса семян в течение года на небольшие расстояния, с течением времени дальность заноса сильно возрастает.

**Эпизоохория.** Лучше всего распространяются семена и плоды, которые прикрепляются к животным снаружи и благодаря этому разносятся. Такая эпизоохория растениям особенно выгодна: семенам не грозит разрушение при разжевывании и переваривании, а время пребывания их на животном практически не ограничено (во всяком случае оно гораздо продолжительнее, чем при эндозоохории). Животное, не заметившее прикрепившихся к нему плодов или семян, может перенести их на очень большие расстояния. Поэтому не удивительно, что в мире растений выработалось великое множество соответствующих приспособлений и что число видов, расселяющихся эпизоохорно, также очень велико. Основными разносчиками семян оказываются млекопитающие, птицы играют второстепенную роль. Многие виды растений, ареалы которых особенно велики, а также некоторые космополиты расселились по целым континентам или почти по всему миру именно таким способом.

В частности эпизоохория обнаруживает некоторые различия. У большинства эпизоохорных растений плоды или семена имеют специальные приспособления для прикрепления. Ими могут служить даже клейкие железистые волоски или выделившаяся клейкая слизь. Такими липкими плодами обладают виды ясколки (*Cerastium glomeratum*, *Cerastium semidecandrum* и др.), шалфей клейкий (*Salvia glutinosa*), линнея северная (*Linnaea borealis*) и встречающийся в тропиках сорняк *Sigesbeckia orientalis*. Клейкие семена образуются у многих видов ситника — у часто встречающегося ситника развесистого (*Juncus effusus*), ситника жабьего (*Juncus bufonius*), ситника тонкого (*Juncus tenuis*) и др. Однако более обычны плоды с придатками в виде крючков или шипов, которые действуют как прицепки. Плоды с прицепками встречаются у представителей самых разных таксонов цветковых растений и обнаруживают очень большое разнообразие форм. На рисунке, помещенном на стр. 48, изображены некоторые плоды, но они даже приблизительно не отражают всего их многообразия. О том, как разносятся такие плоды, каждый может убедиться на собственном опыте, если прогуляется, минуя дорогу, в сыром лесу, вдоль берега водоема или по заросшей растениями свалке: к одежде прицепятся по крайней мере сотни плодов, и очистить от них одежду



Общее распространение вольфии бескорневой (*Wolffia arrhiza*) и важнейшие маршруты сезонных перелетов птиц (по Jäger)

чрезвычайно трудно. Плоды, прицепившиеся к шерсти животных, не причиняют им вреда. По-иному ведут себя некоторые «вонзающиеся» плоды (например, плоды *Harpagophytum procumbens*, *Ibicella lutea*, см. рисунок), которые разносятся наступившими на них животными. Речь идет прежде всего о степных и пустынных растениях, стебли которых стелются по поверхности почвы. Крючки таких плодов часто настолько тверды, что глубоко вонзаются в ткани животных и могут вызвать тяжелые воспаления.

Эпизоохорное расселение может происходить и в тех случаях, когда растения не образуют плодов или семян, способных приклеиваться или прицепляться. У болотных и водных растений диаспоры часто очень мелкие, иногда просто крошечные. Они пристают — нередко вместе с влажным илом — к перьям, клювам и особенно к ногам водных и болотных птиц и за короткое время переносятся из одних водоемов в другие.

Но переносятся ли диаспоры на очень большие расстояния при сезонных дальних перелетах птиц — вопрос дискуссионный. Как известно, птицы чистят



оперение очень часто, поэтому резонно предположить, что они вскоре избавляются от приставших к ним плодов и семян. Но, с другой стороны, именно некоторые болотные и водные растения распространены чрезвычайно широко, причем распространение это не сплошное, а разрывы между отдельными участками ареалов столь велики, что преодолеть такие расстояния можно только в результате переноса диаспор птицами. Если рассмотреть ареалы самого мелкого из известных цветковых растений — вольфии бескорневой (*Wolffia arrhiza*) (см. рисунок), а также альдрованды пузырчатой (*Aldrovanda vesiculosa*), наяды маленькой (*Najas minor*), роголистника полупогруженного (*Ceratophyllum submersum*) и некоторых других, то обнаружится, что все эти виды в настоящее время совсем не встречаются в Северной и Южной Америке, между тем как в Африке, Юго-Восточной Азии, отчасти в Австралии и в Европе они имеют обширные участки ареалов, находящиеся на очень большом удалении один от другого. Отдельные места их произрастания (внутри этих участков), особенно в Европе, сильно разбросаны и непосто-

янны. Зависимость таких ареалов от крупных климатических зон установить не удастся, зато прослеживается четкая связь ареалов с путями сезонных миграций птиц. Перечисленные водные растения встречаются на территориях, над которыми птицы совершают перелеты: в Юго-Восточной Африке, в долине Нила, в Индии, в Восточной Азии и т. д. Если учесть распространение птиц, то становится понятным, почему в Америке эти виды отсутствуют: большая часть видов европейских водоплавающих птиц встречается только в Евразии, Африке и Австралии. Итак, имеется немало свидетельств того, что перелеты птиц позволяют некоторым растениям преодолевать большие расстояния. Именно так возникают их столь ярко выраженные дизъюнктивные ареалы. По-видимому, во многих случаях перелеты даже определяют основные особенности распространения таких видов растений. Конечно, распространение водных растений зависит, в частности, и от их требований к условиям местообитаний. Этими требованиями, например, определяется северная граница их распространения в Европе.



# Взгляд в прошлое

В предыдущих разделах неоднократно отмечалось, что современное распространение растений в значительной мере зависит от исторического развития растительного мира. На этих вопросах, относящихся к области исторической географии растений, теперь мы остановимся несколько подробнее.

Мир растений, предстающий перед нами, развивался в течение очень долгого времени, и он представляет собой нечто исторически сложившееся. Многое, будь то распространение отдельных видов растений или типов растительности, подчас нельзя понять без анализа исторических событий. Вероятно, основные зоны растительности Земли и их важнейшие растительные сообщества находятся в соответствии с воздействующими на них сейчас факторами внешней среды и даже отображают их. Но флористический состав сообществ и их выраженность в том или ином конкретном случае в разных регионах весьма различны. Например, и в Центральной Европе, и в Северной Америке имеются летнезеленые смешанные лиственные леса, для хорошего развития которых нужны примерно одинаковые климатические и почвенные условия (см. т. 2), однако видовой состав как яруса древесных пород, так и яруса травянистых растений в этих лесах существенно различен — видовой состав североамериканских лиственных лесов значительно богаче. Эти различия обусловлены исторически. Если сравнивать растительность разных засушливых, жарких в летнее время областей, где в соответствии с комплексом действующих факторов внешней среды господствуют фитоценозы типа степных, то можно обнаружить такие же различия. Современное распространение растений обусловлено климатом, причем решающую роль играют осадки, однако по видовому составу степи Юго-Восточной Европы и южной Сибири резко отличаются от североамериканских прерий и южноамериканской пампы (см. т. 2). Эти различия также можно объяснить, исходя не из экологических причин, а лишь учитывая историческое развитие растительных сообществ.

Правда, исторически сложившиеся черты фитоценозов выявляются с трудом, поскольку здесь одновременно сказывается действие как биотических (дальнейшее развитие растений и становление новых, в том числе более конкурентоспособных таксо-

нов), так и абиотических факторов. К последним относятся совершенно иное распределение в прошлом поверхности суши и океана, иное положение полюсов, а следовательно, и климатических зон и т. д. Следует также учитывать результаты исследований, проведенных в разных областях науки. Кроме того, необходимо помнить, что, чем дальше мы уходим в глубь веков, тем меньше у нас свидетельств, тем скуднее сведения, а значит, ненадежнее выводы и суждения. Однако об определенных давно прошедших исторических периодах мы осведомлены достаточно хорошо, тогда как в сведениях о некоторых относительно более поздних периодах остается много неясного.

Для дальнейшего изложения очень важен ответ на вопрос «когда?». Поэтому для начала рассмотрим, как подразделяют геологическую историю Земли на условные отрезки.

**Подразделение геологической истории Земли.** Наиболее крупные единицы геологической истории Земли — эры, равно как и основные их подразделения — периоды и составляющие их эпохи, которые в свою очередь делят на века (геологические), разграничивают в первую очередь по ископаемым остаткам животных в соответствующих осадочных породах<sup>1</sup>. Таким образом, «геологический возраст», под которым обычно понимают периоды, представляет собой, собственно говоря, «возраст фауны», отрезок истории развития мира животных. Ведь даже эры названы соответственно: палеозойская, что означает эра «животных древнего возраста», мезозойская — эра «животных среднего возраста», хотя иногда говорят о древнем и среднем возрасте Земли.

К ископаемым остаткам растений обычно прибегают для дополнительной характеристики эр. В качестве руководящих ископаемых растительные остатки используются в геологии для стратиграфиче-

<sup>1</sup> Горные породы, образовавшиеся на протяжении эры, составляют группу, на протяжении периода — систему, на протяжении эпохи — отдел, а на протяжении века (геологического) — ярус. Века и ярусы имеют особые названия, некоторые эпохи и отделы, например, юрского периода (системы) — тоже (см. табл. 1). Остальные эпохи и отделы называют в соответствии с названием периода (системы): например, ранне-, средне- и позднедевонская эпохи и ниже-, средне- и верхнедевонский отделы.



Эра	Период	Эпоха	Начало, млн. лет назад	Продолжитель- ность, млн. лет		
Кайнозойская	Четвертичный	Голоцен		1	} ~ 70 Кайнофит	
		Плейстоцен	1			
	Третичный	Плиоцен	12	11		
		Миоцен	25	13		
		Олигоцен	36	11		
		Эоцен	55	19		
		Палеоцен	70	15		
		Мезозойская	Меловой	Позднемеловая		100
Раннемеловая	135			35		
Юрский	Позднеюрская (мальм)				} 45 Мезофит	
	Среднеюрская (доггер)					
Триасовый	Раннеюрская (лейас)		180			
	Позднетриасовая					} 50
Среднетриасовая						
Раннетриасовая	230					
Палеозойская	Пермский	Позднепермская (цехштейн)			} 50	
		Раннепермская (красный лежень)	280			
	Каменноугольный (карбон) <sup>1</sup>	Позднекаменноугольная			} 65	
		Раннекаменноугольная	345			
	Девонский	Позднедевонская	360	15	} около 50 Палеофит	
		Среднедевонская	370	10		
		Раннедевонская		25—30		
			395—400			
	Силурийский	Позднесилурийская			} 30—40	
		Раннесилурийская	430—440			
Протерозойская	Ордовикский	Позднеордовикская			} 50—60 Протерофит	
		Раннеордовикская	490			
	Кембрийский	Позднекембрийская				} около 80
		Среднекембрийская				
Раннекембрийская		570				

<sup>1</sup> В СССР принято подразделение каменноугольного периода (системы) на три эпохи (отдела).

ских целей, то есть при разграничении и характеристике следующих друг за другом слоев, которые образовались в течение относительно небольших промежутков времени. Но если все-таки провести деление на эры, руководствуясь развитием растительности мира (правый столбец таблицы), то получатся отрезки времени, подобные установлен-

ным по остаткам фауны. Примечательно, однако, что эры развития мира растений всегда начинались несколько раньше, чем эры развития мира животных. Это свидетельствует о связи новых ступеней в развитии мира животных с предшествовавшими им новыми ступенями развития мира растений.



**Изучение древних флор.** Единственным источником знаний о мире растений прошлых времен служат остатки растений (ископаемые растения, или растительные фоссилии), которые сохранились в осадочных породах со времени своего захоронения. Относительно крупные, видимые невооруженным глазом растительные остатки (так называемые макрофоссилии) изучает палеоботаника, а изучением ископаемых пыльцевых зерен и спор занимается палинология<sup>1</sup>. Эти две науки сложились независимо друг от друга, однако некоторые методы, к которым прибегают в исследованиях как той, так и другой науки, не так уж сильно различаются. В палеоботанике уже давно используются микрофотографирование и даже исследования с помощью электронного микроскопа.

Крупные растительные остатки могут быть самой разной сохранности. Особую ценность представляют «настоящие» окаменелости, то есть фоссилии, у которых клеточные оболочки минерализовались. При этом сохранилась клеточная структура, иногда даже мельчайшие ее детали, которые могут быть подробно исследованы на тонких шлифах. Если после захоронения растительные ткани разлагались и вместо них оставались полости, то образовались отпечатки. При заполнении полостей внедряющейся осадочной породой после ее затвердения возникали так называемые каменные ядра, позволяющие судить лишь о форме, но не об особенностях строения объекта. Однако наибольшая сложность, с которой сталкиваются при изучении ископаемых растений, заключается в том, что почти никогда не удается найти целые экземпляры — обнаруживаются лишь отдельные их части, принадлежность которых растениям одного и того же вида подчас устанавливается через десятилетия благодаря новым, удачным находкам ископаемых остатков. Реконструировать давным-давно вымершие растения палеоботанику подчас бывает труднее, чем ученому, перед которым поставлена задача по нескольким опавшим листьям, обломкам ветвей, остаткам цветков, а возможно, и по частям стволов из современных смешанных лесов восстановить строение деревьев леса и на этом основании сделать выводы об условиях окружающей среды. Порой просто диву даешься, как палеоботаникам удается реконструировать давно вымершие растения и даже целые флоры далекого прошлого!

При этом, разумеется, можно получить лишь фрагментарные сведения о некогда существовавшем растительном мире. Здесь имеют значение и случайные обстоятельства: какие остатки подверглись

захоронению, как происходила их фоссилизация и, наконец, какие из них найдены. В выявлении истории флор и растительности палеозоя и мезозоя палеоботаника играет важнейшую роль.

При изучении же растительного покрова, существовавшего на протяжении более близких нам периодов истории Земли, особенно четвертичного периода, очень важны исследования ископаемых пыльцевых зерен и спор. С помощью пыльцевого анализа — так называют этот метод научного исследования<sup>1</sup> — уже сейчас могут быть довольно точно охарактеризованы этапы развития и смены флор в течение четвертичного периода во многих регионах.

Спорово-пыльцевой анализ возможен благодаря исключительно высокой стойкости наружных оболочек большинства пыльцевых зерен и спор (соответственно называемых экзиной и экзоспорием). Основные вещества, входящие в состав этих оболочек, спорополленины, принадлежат к числу самых стойких природных соединений, известных в мире живых существ. Они не разрушаются даже под действием концентрированных щелочей и кислот. Пыльцу и споры можно кипятить в серной или плавиковой кислоте, при этом их наружные оболочки не разрушатся, а только окислятся. И если пыльцевые зерна и споры находятся в осадочных породах, в которые не проникает воздух, они могут сохраняться в течение многих миллионов лет, практически неограниченно долго.

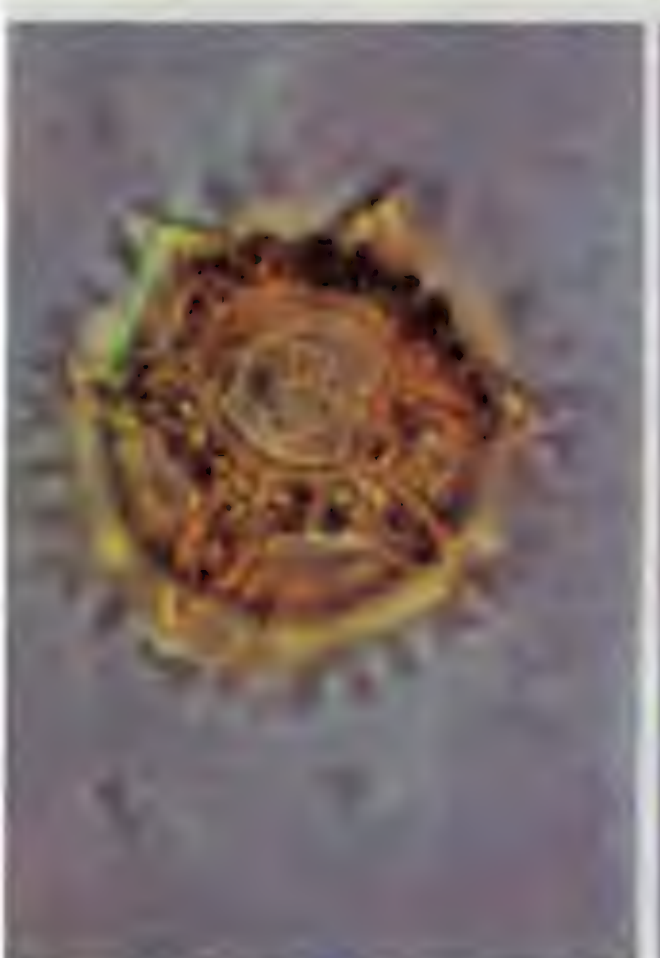
Как известно, пыльцу продуцируют семенные растения (голосеменные и покрытосеменные), а споры со стойкими оболочками — в первую очередь папоротникообразные (папоротники, плауны, хвощи и т. д.) и мхи. Многообразие их форм, особенно форм пыльцевых зерен, поразительно велико и приводит в изумление специалистов, занимающихся спорово-пыльцевым анализом. Такое разнообразие позволяет распознавать пыльцевые зерна и определять их принадлежность тем или иным растениям. В пределах центрально- и североевропейской флоры такое определение возможно иногда с точностью до вида, но обычно лишь до рода или семейства. По ископаемым пыльцевым зернам (и спорам) можно судить о растительности прошлого. На стр. 54 приведены микрофотографии легко распознаваемых пыльцевых зерен некоторых среднеевропейских древесных пород и травянистых растений, а также спор папоротника.

Пыльца и споры продуцируются растениями ежегодно в огромных количествах. В подтверждение приведем некоторые цифры. Одна хорошо развившаяся, примерно 10-летняя боковая ветвь бука

<sup>1</sup> Палинологию, вернее, палеопалинологию, занимающуюся ископаемыми пыльцевыми зернами и спорами (о чем и идет здесь речь), правильнее считать одним из разделов палеоботаники.

<sup>1</sup> В отечественной литературе чаще пользуются названием «спорово-пыльцевой анализ».







образует за год свыше 28 млн. пыльцевых зерен, такие же ветви березы, ели или дуба — более 100 млн., а сосны — и 350 млн. При пересчете на целое дерево получаются числа порядка миллиардов! Травянистые растения также могут производить чрезвычайно много пыльцы; так например, один экземпляр щавеля кислого (*Rumex acetosa*) образует примерно 400 млн. пыльцевых зерен, мака-самосейки (*Papaver rhoeas*) — 300 млн., а французского райграса высокого (*Arrhenantherum elatius*) — 75 млн.

Споры всегда разносятся ветром (исключения очень редки). То же можно сказать и о пыльцевых зернах голосеменных растений (*Gymnospermae*). У большинства же покрытосеменных (*Angiospermae*) пыльцу переносят животные (см. стр. 45), однако и здесь имеется немало ветроопыляемых растений. Так, почти у всех видов деревьев центрально-европейской флоры, всех злаков, ситников и т. д. пыльца переносится по воздуху. Некоторые растения — виды ивы (*Salix*), липы (*Tilia*), представители семейства вересковых (*Ericaceae*) и др. — опыляются с помощью животных, но высеивают значительные количества пыльцевых зерен и в воздух.

Большая часть пыльцы падает на землю неподалеку от произведшего ее растения. Но многие пыльцевые зерна, и прежде всего те, что образуются растениями верхнего яруса растительного сообщества, иногда оказываются поднятыми восходящими токами воздуха на большую высоту — до нескольких тысяч метров — и разносятся на огромные расстояния. При этом, естественно, происходит перемешивание пыльцы, образовавшейся в разных местах. Как показали исследования, воздушные течения переносят пыльцу обычно не дальше 50—100 км. Но однажды был обнаружен перенос пыльцы на расстояние свыше 1000 км; правда, в этом случае пыльцевых зерен было ничтожно мало.

Поскольку пыльцы и спор образуется очень много и разносятся они очень легко, не исключено, что многие из них могут оказаться в благоприятных для захоронения и фоссилизации условиях, например попав в болота или озера. Слои торфа или донных озерных осадков, накапливающиеся нередко тысячелетиями, оказываются настоящими архивами ископаемых пыльцевых зерен и спор. Однако в этих архивах имеются несоответствия. В них содержатся главным образом пыльца ветроопыляемых растений, а также споры; пыльца видов,

опыляемых насекомыми, встречается гораздо реже, а нередко ее вовсе не бывает. По происхождению «архивный материал» также неоднороден: если речь идет о болотных отложениях, то большая часть находящихся в них пыльцевых зерен и спор образована растениями, которые росли на самом болоте или на непосредственно примыкающей к нему территории (так называемый «местный пыльцевой дождь»). Если же говорить об озерных отложениях, то здесь такую же роль играют растения сообществ, росших по берегам озера. Поэтому при оценке результатов анализов это обстоятельство всегда следует иметь в виду. Другая, тоже значительная часть «дождя» состоит из пыльцы и спор растений, росших в ближайших окрестностях (на расстоянии 500—1000 м), а также перенесенных по воздуху на расстояние до 10 км. Дальше (до 100 км и больше) перенесенной воздушными течениями пыльцы в составе «пыльцевого дождя» на покрытых лесом территориях обычно очень немного. Но в безлесных областях эти компоненты «дождя» могут играть весьма существенную роль и даже оказаться единственным источником пыльцы деревьев, найденных в соответствующих отложениях. Кроме того, следует учитывать, что отдельные пыльцевые зерна могут быть занесены на очень большие расстояния. Следовательно, единичная находка пыльцевого зерна (того или иного ветроопыляемого растения) отнюдь не свидетельствует о том, что этот вид рос там, где обнаружена его пыльца, или в непосредственной близости к этому месту.

Для изучения истории развития растительности какой-либо области из содержащих пыльцу отложений берут образцы для анализа; их отбирают последовательно из каждого лежащего один над другим слоя этих отложений, используя бурение или производя зачистку вертикального разреза, а затем в лаборатории подготавливают к анализу, применяя разные методы обработки. Обработанные образцы тщательно просматривают под микроскопом; при этом выявляется число пыльцевых зерен или спор каждого вида растений (или каждого морфологического типа). Обычно в каждом образце ограничиваются регистрацией 200 пыльцевых зерен древесных пород; как было доказано эмпирически, при продолжении подсчета содержание основных типов пыльцы (в процентах от общего числа зарегистрированных зерен) почти не изменяется. Для каждого образца и соответственно для каждого слоя осадочной породы вычисляется так называемый пыльцевой спектр, участие в котором пыльцы и спор того или иного таксона растений выражено в процентах. Если образцы богаты пылью древесных пород, то общее число пыльцевых зерен целесообразно при-

*Пыльцевые зерна и споры — чудесные создания природы.*

Верхний ряд: ольха клейкая (*Alnus glutinosa*), вяз голый (*Ulmus glabra*);  
средний ряд: липа крупнолистная (*Tilia platyphyllos*), василек синий (*Centaurea cyanus*);  
нижний ряд: скерда двулетняя (*Crepis biennis*), многоножка обыкновенная (*Polypodium vulgare*).





нять за 100%, а процентное выражение суммы пыльцевых зерен трав и кустарников, а также суммы спор рассчитывать от этого числа. Поскольку сумма пыльцы, принимаемая за 100%, всегда включает в себя пыльцевые зерна растений, образовавших верхний ярус растительного сообщества, при анализе образцов с безлесных территорий (например, находившихся вблизи отступавшего ледника) за основу для вычисления процентных соотношений принимают общую сумму зарегистрированных пыльцевых зерен и спор<sup>1</sup>.

Обычно сравнивают пыльцевые спектры большого числа проб, последовательно взятых из одного разреза; при этом сравнение процентных значений участия в составе спектров какой-либо определенной пыльцы — процесс трудоемкий, и к тому же не дающий наглядного представления об изменениях в ее содержании. Поэтому специалисты прибегают к построению графиков, которые впервые применил шведский геолог, один из основоположников метода пыльцевого анализа Л. фон Пост, и которые получили название „пыльцевые диаграммы” (см. рисунок). Для их построения компоненты пыльцевых спектров располагают, пользуясь системой прямоугольных координат. По оси ординат наносят глубины, с которых взяты соответствующие выявленным спектрам образцы; по оси абсцисс в определенном масштабе отмечают процентное содержание отдельных типов пыльцевых зерен и спор. Точки, отражающие на диаграмме их содержание в спектрах соседних (по оси ординат) образцов, соединяют линиями.

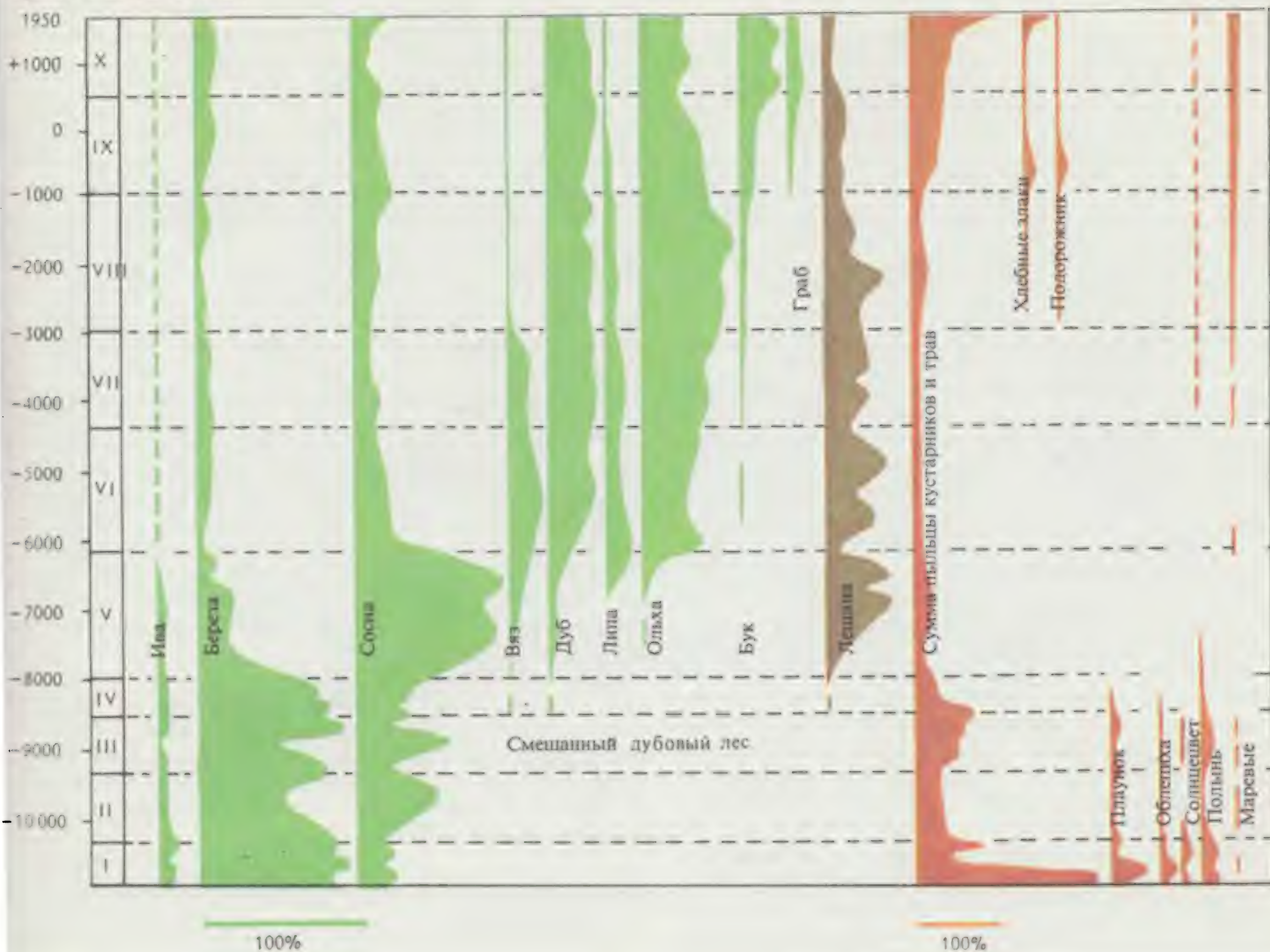
Такой способ изображения позволяет проследить колебания относительного содержания пыльцы отдельных видов по всему профилю разреза и делает возможным сравнение разных диаграмм.

По спорово-пыльцевым диаграммам можно достаточно уверенно судить о растительности. Обычно на них хорошо видны даже те изменения в составе лесов, которые существовали сравнительно недолго (как это бывало, например, в периоды поселения там человека). Хотя первоначально пыльцевой анализ использовался для изучения развития растительности лишь в послеледниковое время, сфера его приложения распространилась затем на всю ледниковую эпоху (плейстоцен), а также на третичный период. На важнейших результатах этих исследований, целью которых было выявление характера существовавшей растительности, мы ос-

<sup>1</sup> Советские ученые обычно пользуются несколько иным методом вычисления процентных соотношений (выявления спорово-пыльцевых спектров).

*Пыльцевые зерна и споры, обычно регистрируемые при спорово-пыльцевых анализах образцов из Центральной Европы*





Пыльцевая диаграмма Восточного Гольштейна (по Schmitz).

Зеленым цветом обозначено содержание пыльцы деревьев, коричневым — пыльцы кустарников и трав, а также спор.

тановимся ниже. При анализах образцов пород, которые образовались на протяжении третичного периода, особенно ранних его эпох, далеко не все найденные пыльцевые зерна и споры могут быть идентифицированы с таковыми совершенно определенных видов и родов растений; идентификация спор и пыльцы из еще более древних отложений вообще возможна лишь в исключительных случаях. Несмотря на это, спорово-пыльцевой анализ может найти применение и для исследования многих мезозойских и палеозойских осадочных пород, но в этих случаях его результаты служат почти исключительно целям стратиграфии, то есть выявления последовательно-

сти залегания слоев горных пород. Вот почему такие исследования оказываются очень полезными при проведении геологических изысканий.

Сведения о развитии мира растений, полученные собственно палеоботаническими методами и методом спорово-пыльцевого анализа, весьма обширны и многообразны. И хотя многое здесь до сих пор остается невыясненным и в наших знаниях о древних флорах и растительности Земли все еще обнаруживается немало белых пятен, основные этапы развития растительного мира вырисовываются достаточно четко. На страницах этой книги мы расскажем о них очень кратко, причем при изложении сведений о сравнительно недавних — в геологическом смысле слова — отрезках времени ограничимся главным образом флорой и растительностью Европы.



## Основные этапы развития мира растений

Первыми растительными организмами — после бактерий и сине-зеленых водорослей — были настоящие водоросли. В течение невообразимо долгого времени развитие растений происходило только в воде. Время водорослей (протерофит) продолжалось более 2,5 млрд. лет — по меньшей мере в пять раз дольше, чем все последующие периоды развития мира растений, вместе взятые.

Новый этап начался примерно лишь в силуре (около 430 млн. лет назад), когда появились первые наземные растения. Сначала это были еще очень просто устроенные организмы — их называли псилофитами; они имели некоторое сходство с водорослями, от которых и возникли. Затем, по-видимому очень скоро, произошла резкая дифференцировка форм, которая уже в среднем девоне (в среднедевонскую эпоху) привела к возникновению существовавших в дальнейшем основных групп папоротникообразных (плаунов, хвощей, папоротников) и предков голосеменных растений. Это позволяет предположить, что наличие нового, свободного и конкурентов жизненного пространства, суши, стимулировало развитие новых форм.

В позднедевонскую эпоху и в карбоне (каменноугольном периоде) в течение относительно короткого времени появились представители многих таксономических групп папоротникообразных, которые стали господствовать на пригодной для расселения растений части суши. Земля начала зеленеть. Это время по праву называют временем папоротникообразных (палеофитом). Остатки древовидных растений, образовавших настоящие леса, обнаружены уже в отложениях позднедевонской эпохи; к этому времени появились и первые семенные растения. Наиболее пышного развития растительный покров достиг в позднекаменноугольную эпоху. Высокие древовидные плауны и хвощи (некоторые из них размножались семенами), папоротники и семенные папоротники образовывали пышные растительные сообщества, в какой-то мере напоминавшие растительный мир современных тропиков. В это же время появились хвойные и другие голосеменные растения.

Несколько позже, в пермский период, почти повсюду на суше стали господствовать представители разных таксономических групп голосеменных растений, которые вытеснили доминировавших до тех пор представителей папоротникообразных; началось время голосеменных (мезофит). Эта резкая смена флор, как полагают, в значительной мере связана с изменением климата. Климат стал суше, и голосеменные, которые имели более мощную систему водопроводящих тканей, оказались лучше при-

способленными. На протяжении всей мезозойской эры, вплоть до раннемеловой эпохи, характер растительности определяли представители разных групп голосеменных: саговниковых, гинкговых, кейтониевых, беннеттитовых (только последних насчитывалось примерно 40 000 видов!), а также хвойных. В настоящее время сохранились лишь очень скромные остатки этого многообразия. Саговниковые насчитывают всего около 90 видов, гинкговые — только один, а беннеттитовых, кейтониевых и глоссоптерисовых вообще не осталось. Между тем в мезозойскую эру многие из этих растений были распространены почти повсеместно или обладали исключительно обширными ареалами (см. карту распространения *Ginkgo*, стр. 17).

Примерно 100 млн. лет назад, в начале позднемеловой эпохи, произошла следующая «зеленая революция». Почти внезапно повсюду на Земле появились самые разнообразные формы покрытосеменных растений (*Angiospermae*), которые за короткое время вытеснили представителей голосеменных. Началась последняя эра в развитии мира растений — время покрытосеменных, или кайнофит. Конечно, покрытосеменные возникли еще до мелового периода, однако известны лишь очень немногие и к тому же сомнительные их остатки, найденные в более древних отложениях.

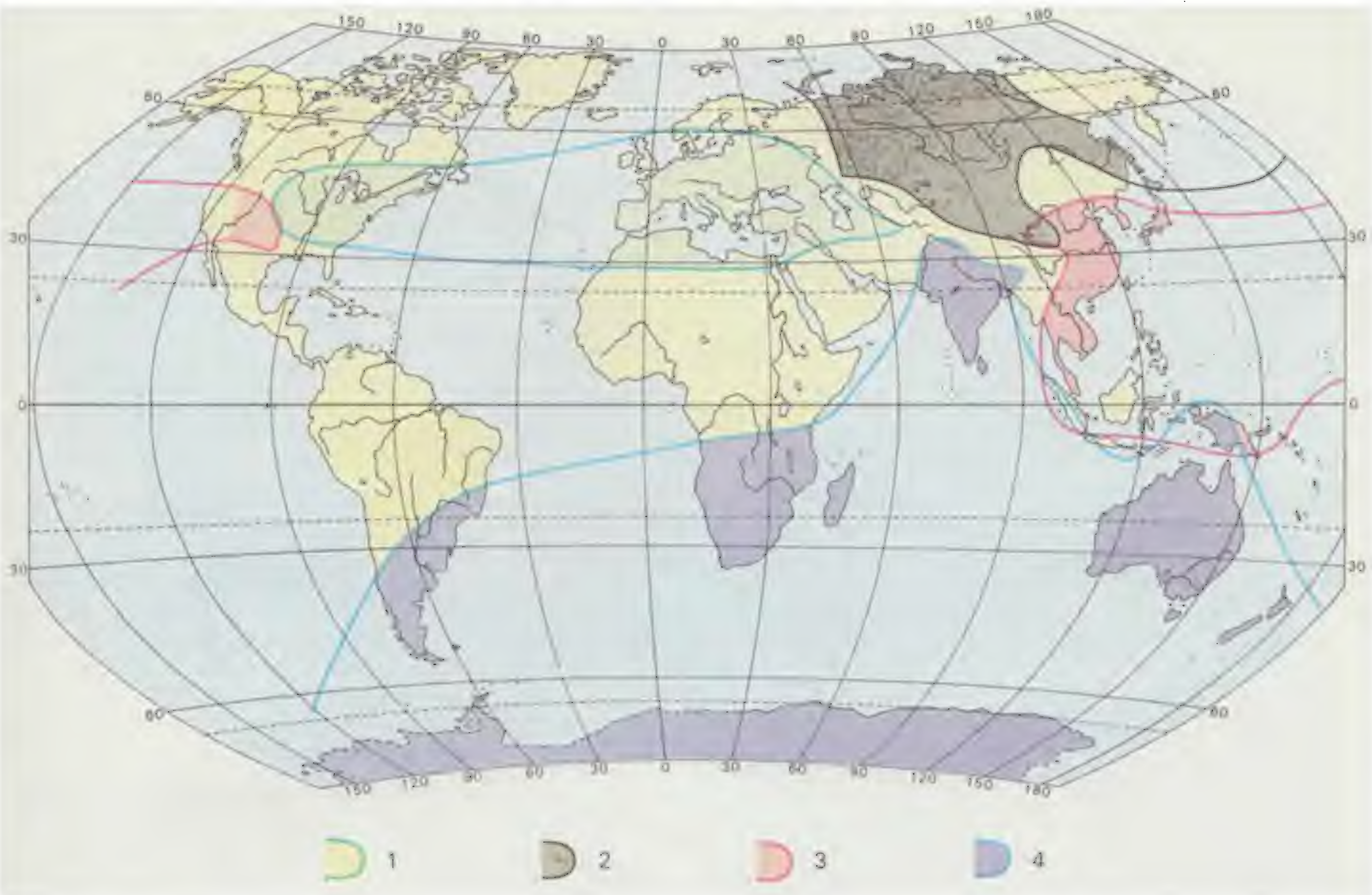
Здесь мы не будем подробнее рассматривать очень интересные для ботаников (особенно для систематиков) вопросы развития и дифференцировки отдельных таксонов, а обратим внимание на дифференцировку флор и растительности на Земле в целом, хотя, естественно, все эти вопросы тесно связаны между собой.

## Развитие флор и растительности в палеозойскую и мезозойскую эры

Древнейший растительный покров Земли до позднего девона и даже еще в раннем карбоне почти повсеместно был единообразным. Это отчасти определялось в общем еще незначительной дифференцировкой мира наземных растений и относительно небольшим числом их видов, но, с другой стороны, такой вывод в известной мере может объясняться и неполнотой имеющихся в нашем распоряжении сведений. Например, 15—20 лет назад было принято считать псилофиты сравнительно однородной группой наземных растений, а с тех пор выяснилось, что они исключительно разнообразны.

Первая крупная региональная дифференцировка флор обнаруживается в конце палеозоя (поздний карбон — пермь). К этому времени на Земле сформировались, как это видно на карте, четыре четко разграниченные флористические области.





**Флористические области позднего палеозоя.**

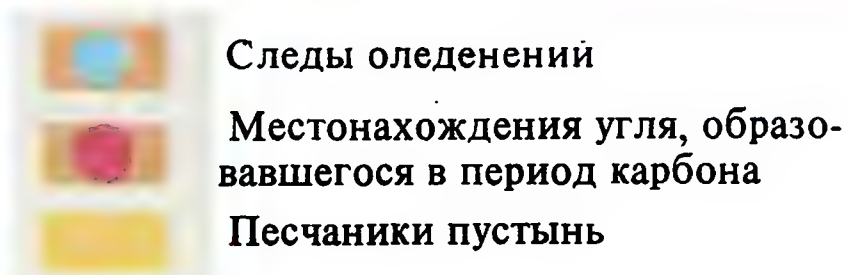
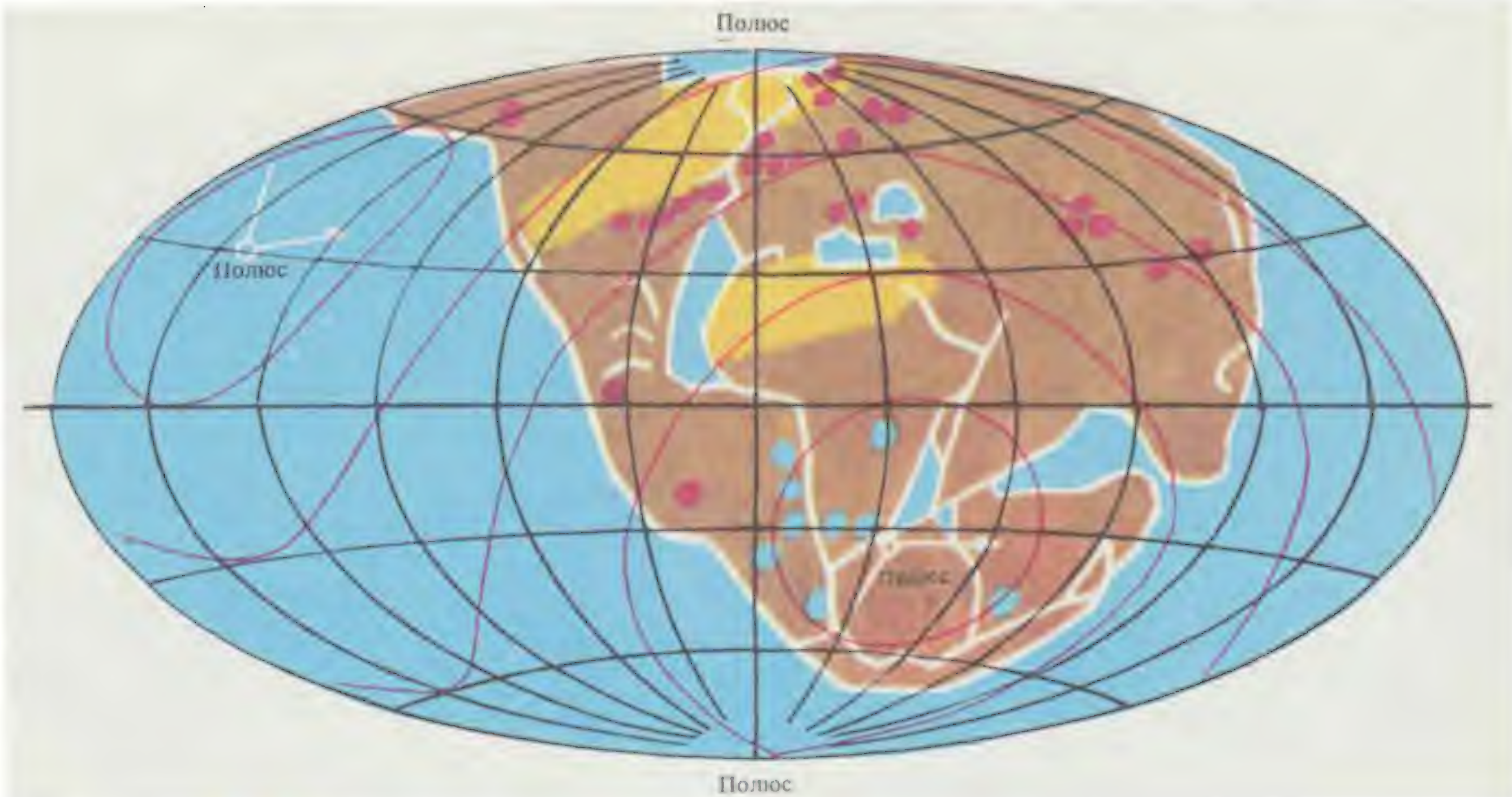
- 1 — еврамерийская флора;
- 2 — ангарская флора;
- 3 — катазиатская флора;
- 4 — гондванская (глоссоптерисовая) флора.

Следует отметить, что еврамерийская флора, охватывавшая районы Европы и Северной Америки, разделенные ныне северной частью Атлантического океана, имела признаки тропической или субтропической флоры. Еще сильнее разделенной в настоящее время оказалась глоссоптерисовая флора так называемой Гондванской области (ее представителей обнаруживают сейчас в Южной Америке, на юге Африки, в Индии, Австралии и Антарктиде). На одних территориях этой области в конце палеозоя, видимо, преобладал климат, характеризовавшийся умеренными и низкими температурами и сменой температур в течение года. Об этом свидетельствуют годовые кольца прироста в древесине росших там деревьев. На других же территориях этой области климат был арктическим, поскольку на всех названных континентах обнаружены следы относящихся к тому времени оледенений. Эти и другие

сведения указывают, что взаимное расположение материков в те времена было иным; положение полюсов и соответственно экватора тоже не совпадало с современным. Чем иначе объяснить то обстоятельство, что одинаковые остатки таких высокоспециализированных плауновидных растений, как образовавшие семена лепидокарпоны (*Lepidocarpon*), произраставших в позднекаменноугольную эпоху, были найдены в Бельгии и на востоке США, хотя ныне эти местонахождения удалены друг от друга более чем на 5000 км?

Ученые неоднократно пытались объяснить, почему идентичные остатки многих растений и животных обнаруживаются в районах, разделенных в настоящее время столь большими расстояниями. Предполагали, что между такими регионами прежде существовали перемычки суши (так называемые континентальные мосты); высказывались и другие предположения. Теперь большинство этих подчас довольно смелых гипотез в лучшем случае представляет лишь исторический интерес. Но теория дрейфа континентов и перемещения полюсов (тео-





Положение континентов и полюсов в каменноугольном периоде (по представлениям А. Вегенера)

рия мобилизма), предложенная Альфредом Вегенером, сохраняет свое значение и поныне.

Для обоснования своей впервые появившейся в 1915 г. теории Вегенер использовал главным образом географические и геологические доказательства. При этом он прежде всего исходил из удивительного совпадения береговых контуров Африки и Южной Америки, а также других континентов, из полной преемственности в расположении древних складчатых гор Старого и Нового Света (если не принимать во внимание разделяющий их ныне Атлантический океан), из накопленных биогеографией фактов и т. п. Вегенер пришел к выводу, что в карбоне — перми современные континенты представляли собой единый материк (Пангея); позднее (в разное время) Пангея раскалывалась на крупные блоки, которые разошлись. Более того, Вегенер предположил, что происходило перемещение полюсов (а соответственно — и экватора), но при этом, конечно, затруднялся сказать, было ли это действительное их переме-

щение, или же это явление симулировал сам дрейф континентов. Ведь если континенты подвижны, то нет никакой исходной точки для построения системы координат. Время же расхождения тех или иных континентов определяется на основании многочисленных геологических и биологических данных.

Немногие из научных теорий оказывались в кругу непосредственных интересов специалистов столь многих областей науки, как теория Вегенера. Аргументы «за» и «против» нее заполняют целые тома. Многие известные фито- и зоогеографы восторженно приветствовали ее появление, поскольку она позволила вполне удовлетворительно объяснить многочисленные, связанные с распространением растений и животных факты, которые в противном случае остались бы непонятными. Что же касается геологов, и прежде всего геофизиков, то многие из них отвергали положения теории дрейфа континентов.

Со времени опубликования теории Вегенера прошло свыше 60 лет. При жизни ее автор пытался подкрепить теорию новыми фактами. Но решающую поддержку она нашла лишь в последнее время. В пользу теории Вегенера свидетельствуют результаты исследований в совершенно разных областях наук, таких, как определение остаточной намагниченности пород, возникших в разные периоды истории Земли (палеомагнетизм); исследования,



проведенные с применением спорово-пыльцевого анализа; измерения, осуществленные с помощью спутников, благодаря которым изменения в положении континентов могут быть доказаны непосредственно. И что особенно важно, эта теория согласуется с новой геологической гипотезой тектоники плит, уже признанной большинством геологов и геофизиков. Согласно последней, помимо перемещения крупных массивов земной коры (плит) важную роль играют обнаруженные в самое последнее время наклонные смещения вниз (скалывания) участников дна океана и рифтообразование (возникновение гребней или сводов на дне).

Теперь можно считать установленным, что в палеозойскую эру и в начале мезозойской Южная Америка, Африка, включая Аравийский полуостров и Мадагаскар, Индия, Антарктика, а также Австралия, включая Новую Гвинею, составляли единый континентальный блок, к которому примыкали, вероятно, Таримский (Кашгарский) и Тибетский массивы. Существовала также связь между Северной Америкой, Гренландией и Евразией (без Индии). Первый из «суперконтинентов» называют Гондваной, второй — Лавразией. По мнению же Вегенера, в те времена все континенты были единым материком (эту точку зрения и сейчас разделяют некоторые исследователи). Однако в последнее время появилось много свидетельств того, что в палеозое — начале мезозоя два «суперконтинента» уже были разделены и отодвигались один от другого соответственно в южном и в северном направлениях; при этом они распадались (в разное время) на современные континенты (субконтиненты). Приведенные рисунки показывают положение континентов в разные геологические периоды. Сначала разделился на части, которые начали расходиться, южный суперконтинент — Гондвана; его расчленение началось примерно в конце триасового — начале юрского периода, то есть около 180 млн. лет назад. Пожалуй, с наибольшей точностью сейчас определяется время начала отхождения Южной Америки от Африки: их разделение и возникновение южной части Атлантического океана произошло после валанжинского века (вельд) — первого геологического века раннемеловой эпохи. Севернее линии Пернамбуку (Бразилия) — устье р. Нигер Атлантический океан появился несколько раньше, в позднеюрскую эпоху. Напротив, время расхождения других частей Гондваны (Австралии от Антарктиды, Индии и т. д.) достоверно пока не установлено. возникнове-



Конец пермского периода



Юрский период



Граница между меловым и третичным периодами

*Положение континентов в разные геологические периоды (по Dietz, Holden)*

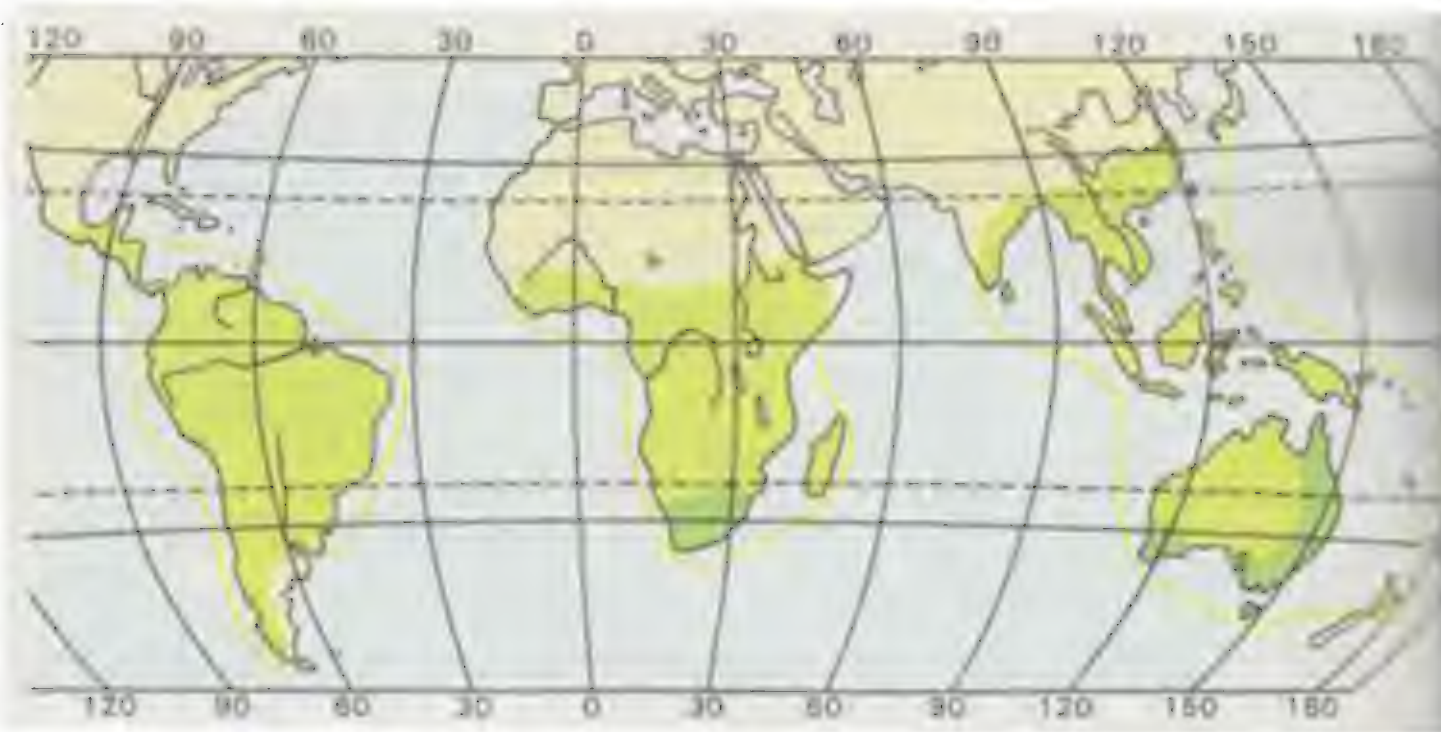


ние северной Атлантики, иными словами, отделение Северной Америки от Европы произошло гораздо позднее, в течение третичного периода.

Хотя многие подробности, касающиеся прежде всего датировки тех или иных событий, до сих пор окончательно не выяснены и представляют собой предмет предстоящих исследований, в существовании дрейфа континентов, равно как и в перемещении полюсов и соответственно экватора, сомнений больше нет. Вместе с тем еще неясно, как именно происходили эти явления. Нельзя умолчать и о том, что и по сей день некоторые исследователи отрицательно относятся к теории расхождения континентов. Но, по нашему мнению, опубликованные в последнее время результаты множества исследований позволяют сделать вывод о том, что гениальное умозаключение Альфреда Вегенера блестяще подтвердилось. Если же сравнить сделанные Вегенером реконструкции расположения материков с современными реконструкциями, то окажется, что различия не так уж велики; самые новейшие реконструкции также содержат в себе много недоказанного.

Конечно, для объяснения распространения многих растений и животных имеет значение не только разъединение континентов и их расхождение. Возникновение и исчезновение континентальных мостов тоже оказало определенное влияние. Бесспорно существовавшие континентальные мосты, сыгравшие важную роль в обмене элементами флоры и фауны, возникали, например, во второй половине третичного периода между Северной и Южной Америкой, а в плейстоцене — между северо-восточной Сибирью и Аляской, как и между островами Юго-Восточной Азии (Калимантаном, Явой, Суматрой и др.).

Современные ареалы целого ряда растений состоят из многих отдельных частей. Если расстояния между ними очень велики (прежде всего, когда эти части находятся на разных континентах), мы говорим о крупных дизъюнкциях. Бросающиеся в глаза дизъюнкции в современном распространении многих голосеменных растений, как и прежде их распространение, насколько об этом позволяют судить находки ископаемых остатков, объясняются расхождением континентов (см., например, ареалы *Ginkgo* или *Metasequoia*, стр. 17). Становление этих таксонов и расселение их представителей происходило еще до расчленения упомянутых выше суперконтинентов. То же можно сказать и о возникновении дизъюнктивных ареалов некоторых покрытосеменных растений северного полушария (см. карту распространения группы *Anemone nemorosa*, стр. 19), поскольку и в этом случае расхождение Северной Америки и Европы произошло значительно позднее возникновения соответствующих подвидов. Разумеется, так можно объяснить лишь



Распространение представителей семейства протейных. Они встречаются в южной половине земного шара. Основные области распространения окрашены в темно-зеленый цвет.

дизъюнкции как таковые, но не конкретные границы современных ареалов. Последние зависят от факторов современной окружающей среды, а не от факторов, действовавших, к примеру, в третичном периоде. Но с другой стороны, трудно объяснить появление многочисленных дизъюнкций в ареалах покрытосеменных растений южного полушария, например геснериевых, протейных (см. карту), рестионовых и др.; отдельные участки их ареалов разделены южной частью Атлантического океана и Индийским океаном. Здесь, судя по всему, обнаруживаются противоречия в последовательности событий: по современным представлениям, покрытосеменные появились лишь в начале позднемиоценовой эпохи, а расхождение частей Гондваны произошло раньше. До сих пор удовлетворительного объяснения этому не дано; правда, вполне возможно, что покрытосеменные возникли значительно раньше, чем об этом свидетельствуют ископаемые остатки, которыми мы располагаем.

## Изменения флоры в третичном периоде

Последнее кардинальное изменение в мире растений произошло, как уже упоминалось, в меловом периоде. Именно тогда появились покрытосеменные растения, которые, по-видимому, очень быстро расселились и стали господствующими в растительном покрове Земли. Флора Центральной Европы в те времена была тропической и сохранила такой характер в течение палеоценовой и эоценовой эпох. Как свидетельствуют многочисленные находки ископаемых остатков в Гейзельтале близ Галле, а также неподалеку от Лондона, тогда в этих местах встречались растения, ныне обитающие только или преимущественно в тропиках, например пальмы, представители семейств *Burseraceae*, *Bombacaceae*, *Sapotaceae*, *Annonaceae*, *Lauraceae*,



Magnoliaceae, фикусы (*Ficus*) и др. По предположениям, современная Центральная Европа тогда находилась примерно в 5—10° севернее экватора. Даже на Шпицбергене и к северо-западу от Гренландии (Земля Гринелла) росли мамонтовые деревья (*Sequoia*), болотные кипарисы (*Taxodium*), гинкго (*Ginkgo*), багрянники (*Cercidiphyllum*) и другие растения, распространение которых ограничено областями с теплым и умеренным климатом. Это, по определению Энглера<sup>1</sup>, — древняя арктотретичная флора северного полушария.

Однако на протяжении третичного периода происходило сначала очень медленное, а затем все усиливающееся ухудшение климатических условий, что объяснялось перемещением полюса. Из графика изменения среднегодовых температур Центральной

<sup>1</sup> Адольф Энглер (1844—1930) — известный немецкий ботаник, один из основоположников исторической географии растений.

Кривая изменения вероятной среднегодовой температуры в Центральной Европе на протяжении третичного и четвертичного периодов.

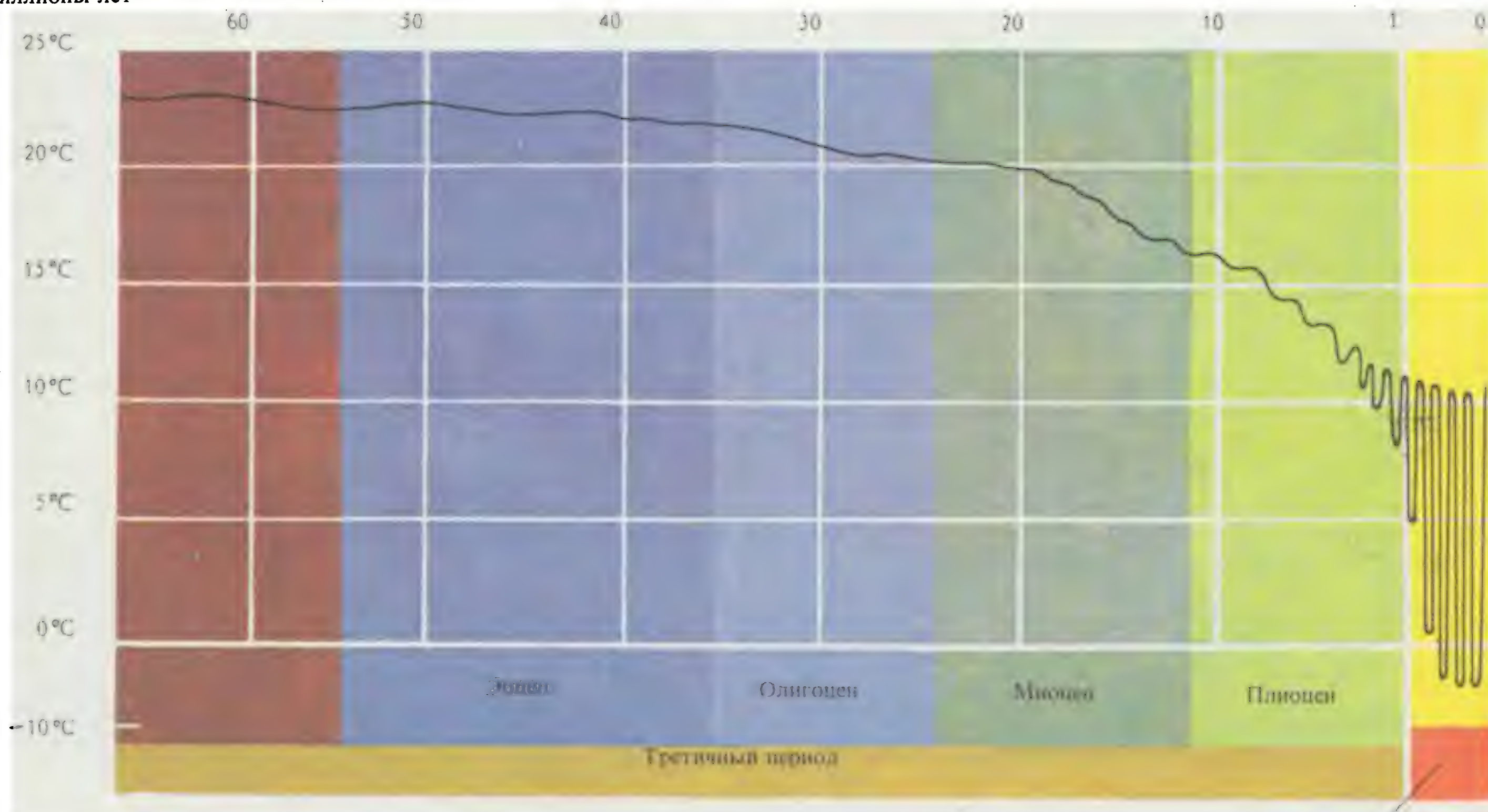
Масштаб, в котором показано время в четвертичном периоде, вчетверо превышает масштаб времени третичного периода.

Европы в течение третичного периода (см. схему) видно, что температуры снижались сначала постепенно; в плиоцене колебания температур увеличились, а к началу четвертичного периода они происходили чаще и стали еще большими.

С ухудшением климатических условий тропических и субтропических видов оставалось все меньше. Если флора позднего миоцена, обнаруженная близ Энингена у Боденского озера (ФРГ), насчитывала примерно 18% тропических, 55% субтропических и 27% видов, свойственных районам с умеренным климатом, то есть в целом была субтропической, то в других областях, например на юге современной Польши, уже в среднем миоцене тропических и субтропических растений осталось значительно меньше. На территории современных полярных районов первые заморозки были уже в миоцене.

Местами в позднем миоцене, а во многих областях Центральной Европы лишь в сменившем его раннем плиоцене похолодание вызвало коренные изменения флоры: тропические и субтропические виды были вытеснены видами умеренно теплой третичной флоры. Ее называют также восточноазиатско-североамериканской флорой, так как типичные для

Миллионы лет



Четвертичный период



нее растения сейчас существуют в этих регионах. В состав этой флоры входят, например, роды гинкго (*Ginkgo*), мамонтово дерево (*Sequoia*), сциадопитис (*Sciadopitys*), криптомерия (*Cryptomeria*), лапина (*Pterocarya*), гикори (*Carya*), каркас (*Celtis*), дзельква (*Zelkova*), кастанопсис (*Castanopsis*), тюльпанное дерево (*Liriodendron*), актинидия (*Actinidia*), айлант (*Ailanthus*) — мы перечислили только несколько из множества таксонов. Этот процесс продолжался до позднего плиоцена, то есть до конца третичного периода.

## Развитие флоры в ледниковую эпоху

В конце плиоцена наряду с дальнейшим общим похолоданием происходили все более резкие колебания климата, которые в конце концов обусловили переход к новому, очень важному для развития флоры и растительности периоду — плейстоцену, или ледниковой эпохе<sup>1</sup>.

Правда, название «ледниковая эпоха» может вызвать неправильные представления. Говоря о ледниковой эпохе, имеют в виду не эпоху, на протяжении которой климат оставался неизменным, и не время, в течение которого существовал один-единственный, покрывавший обширную территорию ледник. Плейстоцен был временем всеобщих похолоданий, между которыми существовали периоды потеплений, и в разных регионах земного шара эти периоды тоже были выражены по-разному. Поэтому здесь мы предпочитаем говорить о периодах похолодания и потепления, чем о периодах оледенения (гляциалах) и межледниковых периодах (интергляциалах). Подлинное оледенение, то есть образование и существование какое-то время мощного материкового ледника, происходило вовсе не в каждый период похолодания, а когда такой ледник и возникал, то он занимал лишь определенную часть территории (см. карту). На протяжении плейстоцена образование ледника в какой-либо период похолодания всегда было явлением, специфическим лишь для определенного района.

До сих пор на территории Центральной Европы выявлено шесть периодов похолодания, которые были названы — в порядке их наступления — биберским, дунайским, грюнцским, миндельским, рисским и вюрмским<sup>2</sup> (см. схему). В Европе и в Северной Америке оледенения происходили только во время последних четырех периодов похолодания.

<sup>1</sup> В отечественной литературе нередко говорят о «ледниковом периоде».

<sup>2</sup> Обычно употребляют более короткие названия: бибер, дунай, грюнц, миндель, росс, вюрм.

Периоды похолодания, как и периоды потепления, отнюдь не были однообразными. На графике видно, что в некоторые периоды похолодания отмечалось по два температурных минимума и более; их разделяли относительно теплые отрезки времени, так называемые интерстадиалы. И наоборот, некоторые периоды потепления в свою очередь прерывались более холодными фазами. Естественно, что лучше всего изучены смены температур, происходившие во время последнего, вюрмского, периода похолодания. График, помещенный на стр. 65, наглядно показывает, как сильно колебались температуры в течение этого отрезка времени.

Разумеется, столь частое чередование похолоданий и потеплений не могло не отразиться на растительном покрове. При этом большое значение имели не только степень выраженности похолоданий и потеплений, но и их продолжительность. Если со времени окончания последнего оледенения прошло примерно лишь 15 000—18 000 лет, то период потепления между рисским и вюрмским похолоданиями охватывал около 60 000 лет, между миндельским и рисским — около 150 000 лет, а между грюнцским и миндельским — 40 000—50 000 лет. Как видим, эти периоды потепления были гораздо продолжительнее, чем тот, в котором мы сейчас живем.

Во время похолоданий виды растений, приспособленные к относительно теплomu или умеренному климату, должны были в соответствии с перемещением климатических зон отступать на юг; так происходило перемещение ареалов. Если же изменение климатических условий шло сравнительно быстро, то при определенных обстоятельствах какой-либо вид в северной части ареала мог быть вытесненным скорее, чем происходило перемещение его ареала на юг. Нередко это приводило к сокращению площадей ареалов и даже к вымиранию видов. Понятно, что эти процессы зависели и от того, какими возможностями для расселения обладали растения тех или иных видов.

Во время оледенений было сравнительно мало территорий — так называемых рефугиумов, или убежищ, — где виды средневропейской флоры могли сохраниться, поскольку оледенение альпийской области не позволяло растениям отступать на юг широким фронтом. Такими убежищами стали северные районы Средиземноморской области, прежде всего восточной ее части, а также — и главным образом — территории, прилегающие с востока и с юга к Черному морю, и южное побережье Каспийского моря.

Насколько растительный покров, существовавший во время последнего оледенения, отличался от современного, видно при сравнении карты на стр. 68



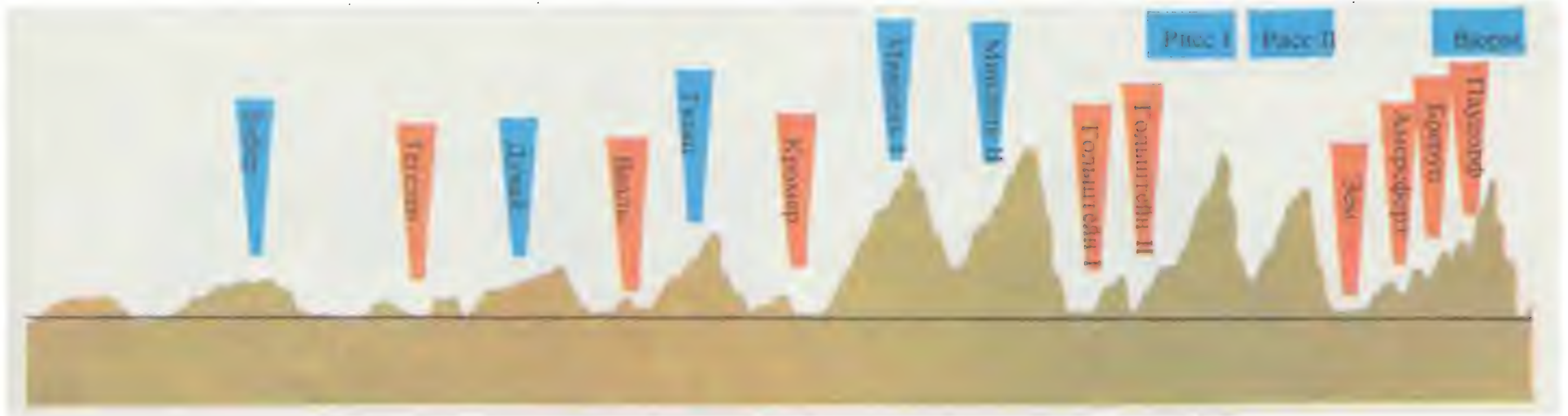


Схема колебаний температуры в Центральной Европе в течение плейстоцена.

Выше черной горизонтальной линии: холоднее, чем в настоящее время. Вершины соответствуют периодам похолодания. Ниже горизонтальной линии: теплее, чем в настоящее время. Синим отмечены периоды похолодания, красным — потепления.

с картой на стр. 90. Первая из них позволяет судить о масштабах последнего оледенения.

Понятно, что не всем видам удавалось во время каждого из похолоданий достигнуть убежищ. Это вызывало дальнейшее обеднение флоры: в первую очередь исчезали теплолюбивые растения, обитавшие в третичном периоде. Этот процесс хорошо отражен на схеме (стр. 66). Во время последнего периода потепления — рисс-вюрмского, или земско-го, — в Центральной Европе уже не оставалось ни одного теплолюбивого вида третичной флоры.

Хотя в Северной Америке происходила почти такая же смена периодов похолоданий и потеплений, как и в Европе, там она гораздо слабее сказалась на

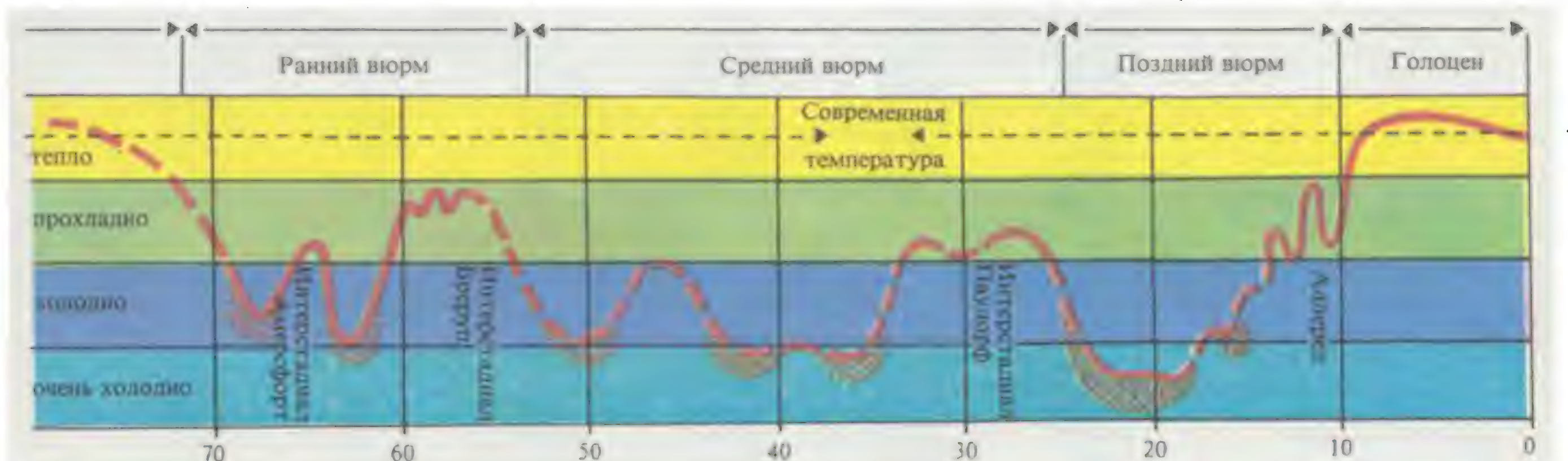
Предполагаемое изменение температуры на протяжении последнего (вюрмского) периода похолодания.

Пунктирной линией отмечены отрезки времени, в течение которых происходило образование особой осадочной горной породы — лёсса.

составе флоры. Перемещению ареалов растений не препятствовали горные цепи, протянувшиеся с севера на юг. В Восточной Азии похолодания были выражены слабо, поэтому флора третичного периода в основном сохранила видовое многообразие.

Итак, многие виды, получившие распространение в третичном периоде по всему северному полушарию, в течение плейстоцена вымерли в Европе, но сохранились в Северной Америке и в Восточной Азии или в одном из этих двух регионов. В результате возникли крупные дизъюнкции, появление которых можно понять лишь с учетом этих событий.

Смена похолоданий потеплениями влияла и на территории земного шара, которые находились значительно южнее Центральной Европы. Во время похолоданий области низкого атмосферного давления смещались на юг, в результате чего в Южной Европе, Северной Африке, а также на соответствующих широтах в Северной Америке наступали дождливые периоды, так называемые плювиалы, из-за чего зоны пустынь и пустынных степей сильно сужались. Но когда в Центральной Европе происходили потепления, здесь снова наступали засушливые периоды.



Время, тысячелетия

5 — Ф. Фукарек и др., т. 1



[illegible]



Имеется немало видов растений, которые сейчас встречаются как в европейских горных (альпийских) областях (Альпы, Карпаты и т. д.), так и в Арктике (см. карту распространения *Betula nana*, стр. 20). Эти арктоальпийские дизъюнкции также возникли вследствие перемещения ареалов растений в ледниковую эпоху. Есть все основания полагать, что арктическая флора и флора, сформировавшаяся в высокогорьях в третичном периоде, развились независимо друг от друга. В периоды похолоданий, особенно во время последнего оледенения, когда в Центральной Европе, свободной ото льда, оставалась лишь узкая полоса между материковым ледником и альпийскими глетчерами, обе флоры встретились и смешались. При отступлении ледников в периоды потеплений альпийские виды попали в Арктику, а в альпийских областях оказались виды арктического происхождения, например дриада восьмилепестная, или куропаточья трава (*Dryas octopetala*). Поэтому сейчас трудно решить, каким же элементам флоры принадлежат многие виды — арктическим или альпийским. Обмен элементами флор оказался причиной появления многих признаков сходства между арктической и альпийской флорами, а также образования уже упомянутых дизъюнкций. В отдельных местообитаниях с благоприятными местными климатическими условиями некоторые арктоальпийские виды смогли сохраниться в Центральной Европе и поныне. Их можно считать остатками флоры ледниковой эпохи или ледниковыми реликтами. Таковы, например, береза карликовая (*Betula nana*), морошка (*Rubus chamaemorus*), камнеломка снежная (*Saxifraga nivalis*), камнеломка супротивнолистная (*Saxifraga oppositifolia*), камнеломка моховидная (*Saxifraga bryoides*) и др.

## Развитие флоры в конце ледниковой эпохи и в послеледниковое время

Примерно 20 000 лет назад началось отступление ледников — северного и альпийского. За сравнительно короткое время многие территории снова освободились ото льда, но прошло еще много тысячелетий, прежде чем ледник в Северной Европе полностью исчез. Лишь около 8500 лет назад Скандинавия оказалась свободной ото льда. Про-

*Встречаемость (частота нахождения) некоторых типов пыльцевых зерен в осадочных породах, образовавшихся в конце третичного периода и во время потеплений в четвертичном периоде, в Северо-Западной и Центральной Европе (по Straka).*

*Темно-зеленым цветом обозначена обильная встречаемость, светло-зеленым — незначительная. Периоды похолоданий показаны синим цветом; между ними — периоды потеплений.*

исшедшие с той поры изменения во флоре и растительности привели к становлению современного растительного покрова Европы. Многочисленные исследования, проведенные с помощью спорово-пыльцевого анализа, позволили очень точно установить характер этих изменений.

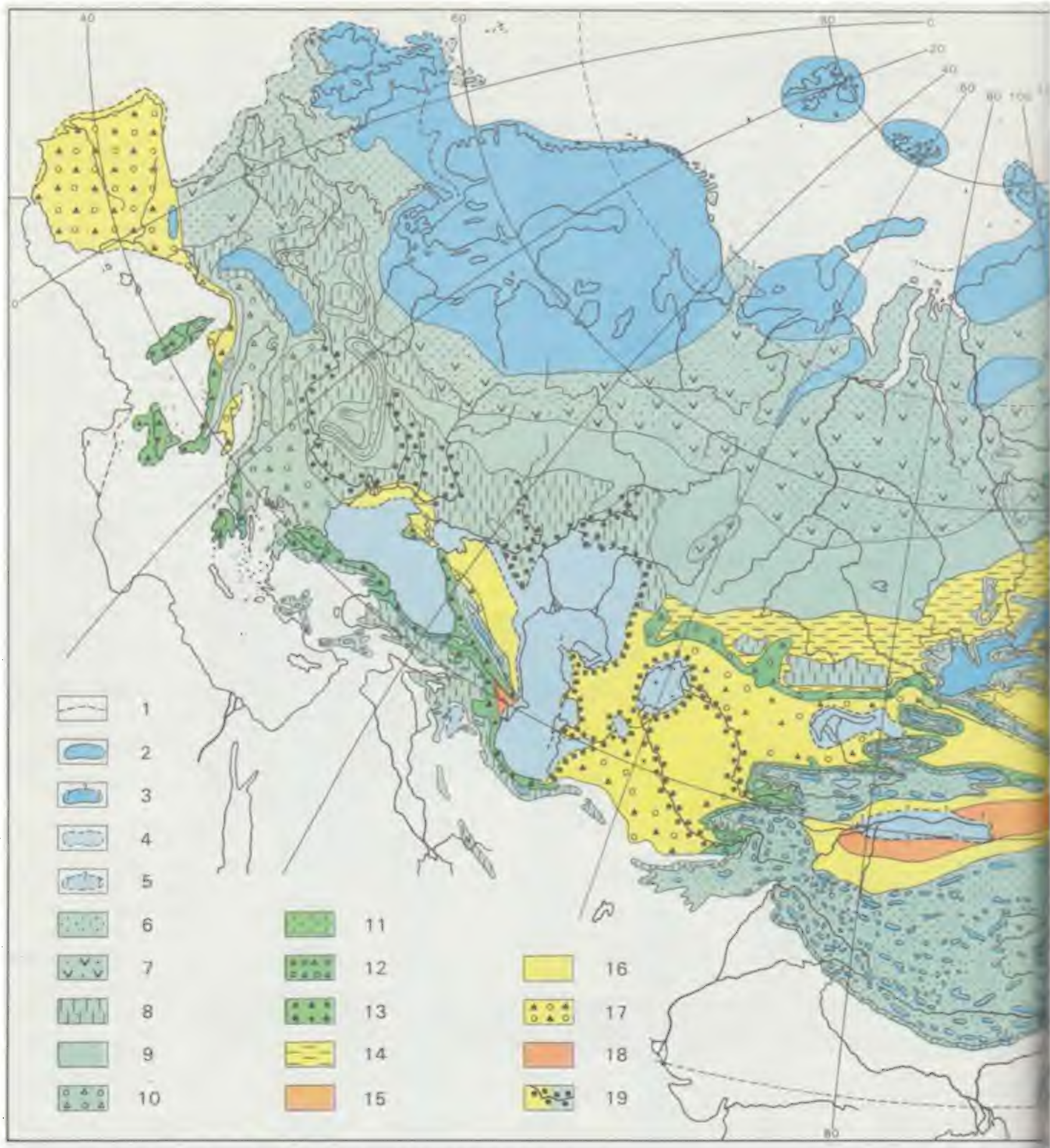
В период максимального распространения последнего ледника в свободной ото льда части Центральной Европы господствовала арктическая растительность. Здесь могли существовать только сообщества тундр и холодных степей. Они же первыми развивались на территориях, которые освобождались ото льда.

Позднеледниковым временем, или позднеледниковьем, принято называть период, который следовал непосредственно за этим максимальным оледенением и продолжался до наступления окончательного потепления. В этот период растительность во всей Центральной Европе была в общем единообразной.

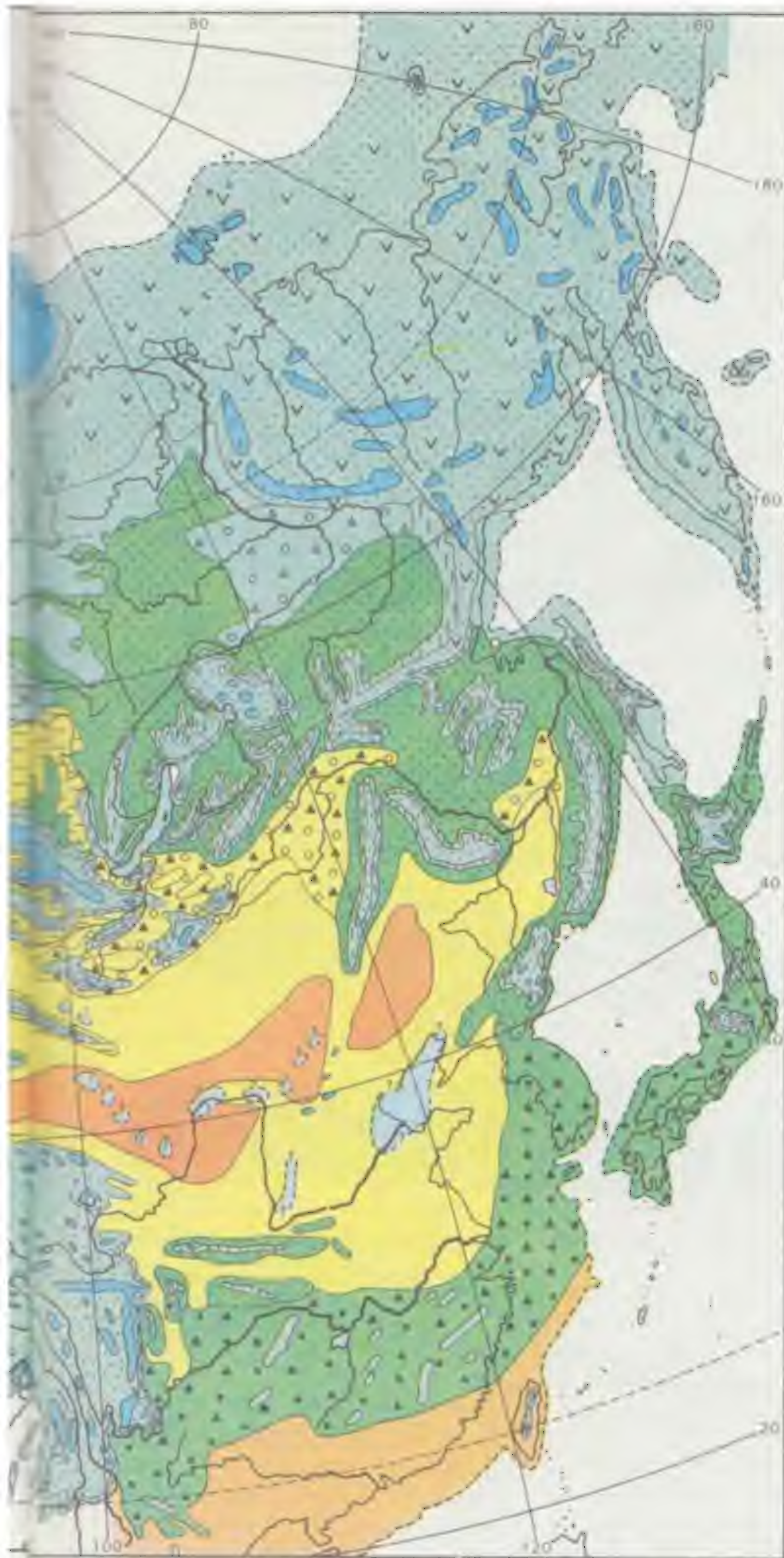
Древнейший отрезок позднеледниковья, охватывающий фазу развития арктической растительности, — это старейшее тундровое, или безлесное, время. По свидетельству спорово-пыльцевых спектров, в тогдашних растительных сообществах ведущую роль играли прежде всего злаки, осоки, полынь (*Artemisia*), а также такие светлюбивые виды, как эфедра (*Ephedra*), солнцезвет (*Helianthemum*), плаунок (*Selaginella*), василистник (*Thalictrum*) и др., к которым присоединялись облепиха (*Hippophaë*), береза карликовая (*Betula nana*) и виды кустарниковых ив. В конце этого времени появились первые древовидные березы (береза пушистая, *Betula pubescens*, и береза поникшая, *Betula pendula*), а в восточных районах — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). В результате возникла субарктическая тундра типа парковой, где деревья стояли редко.

За 10 000 лет до н. э. наступило, по-видимому, очень быстрое и сильное потепление. Оно привело к тому, что на большей части территории появились березовые леса, а несколько позднее — и с сосной. В растительном покрове резко уменьшилось число светлюбивых видов, характерных для тундры и холодной степи, но они не исчезли полностью. Этот отрезок времени, получивший название "аллеред" (по месту первого нахождения в Дании, свидетельствующего о его существовании), продолжался не более тысячелетия. За 9000 лет до н. э. снова наступило похолодание, которое привело к новому распространению тундр. В течение этого времени участки леса были сильно рассредоточены, но не уничтожены. Широкое распространение получила тундра паркового типа с отдельными экземплярами березы.









Затем наступило новое, на сей раз окончательное потепление, которым и закончилось позднеледниковое время. Это произошло примерно за 8250 лет до н. э., когда граница материкового ледника находилась в южной Швеции. Весь последующий период называют послеледниковым временем (или послеледниковой эпохой).

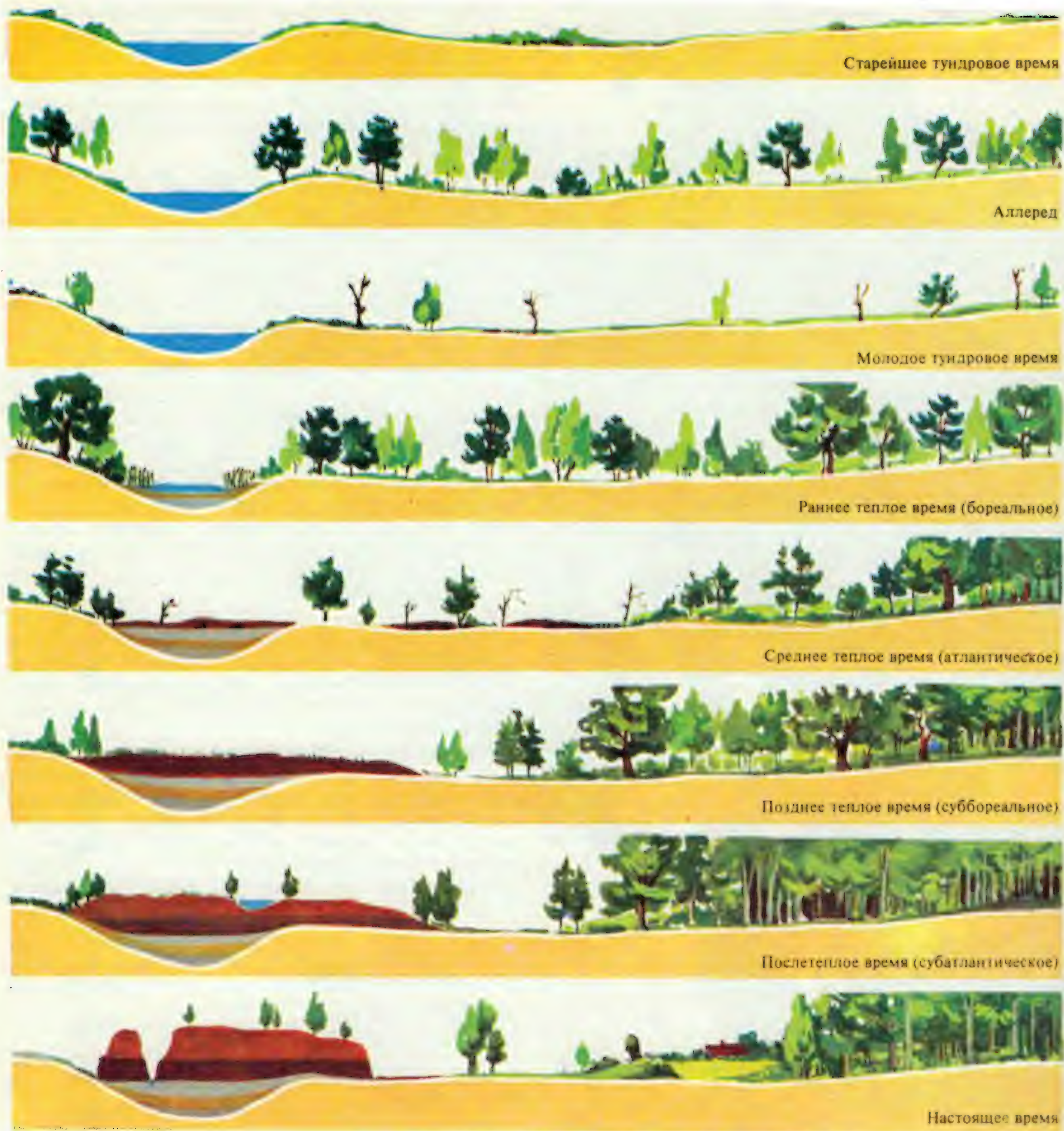
В течение первого его отрезка — так называемого предтеплого времени, или времени березы и сосны, — эти древесные породы быстро распространились и образовали относительно сомкнутые леса, в которых уже не было подходящих условий для существования тундровых растений, и они быстро исчезли. В западных и южных районах Центральной Европы предтеплое время продолжалось примерно 500 лет, то есть до 7700 г. до н. э., а в северных — значительно дольше (примерно до 6800 г. до н. э.). Последовавшее за ним раннее теплое время продолжалось в тех же районах примерно столько же и характеризовалось прежде всего появлением и массовым расселением лещины (*Corylus avellana*). За лещиной вскоре появились виды так называемого «смешанного дубового леса» — дуб, вяз, липа, а затем и ольха. Сейчас лишь с трудом можно представить себе чрезвычайно богатые лещиной сосновые (с березой) леса первой фазы раннего теплого времени, поскольку лесных растительных сообществ такого типа в Европе больше не осталось. Время лещины и сосны, продолжавшееся до 5800—5500 г. до н. э., было периодом дальнейшего сильного потепления; господствовавшие тогда климатические условия, по-видимому, мало отличались от современных.

Для среднего теплого времени, или времени смешанного дубового леса, как и следует из второго его названия, было характерно преобладание соответствующих древесных пород. В древесном ярусе густых лесов наряду с дубом, ясенем и кленом в изобилии были представлены вяз и липа. Лещины же из-за сильного затенения стало значительно

Зоны растительности Евразии во время максимального развития последнего оледенения (по Frenzel).

- 1 — берега морей и океанов во время оледенения;
- 2 — области, покрытые ледником;
- 3 — ледники, границы которых точно не установлены;
- 4 — озера и внутренние моря;
- 5 — предполагаемые озера;
- 6 — холодная щебнистая тундра;
- 7 — кустарничковая тундра со степными сообществами;
- 8 — лёссовая тундра;
- 9 — лесотундра и кустарничковая тундра;
- 10 — лесостепь — лесотундра;
- 11 — бореальный хвойный лес;
- 12 — континентальный смешанный лес;
- 13 — приморский смешанный лес;
- 14 — холодная степь;
- 15 — жестколиственный лес умеренно теплых сухих местообитаний;
- 16 — степь;
- 17 — лесостепь;
- 18 — пустыня;
- 19 — галерейные и прибрежные леса.





*Развитие растительности и образование верховых болот в течение послеледниковой эпохи на северо-западе Центральной Европы (по Oberbeck)*



меньше, и лишь к концу среднего теплого времени она снова широко расселилась. На сырых местах обильно росла ольха. Смешанные дубовые леса, в те времена росшие повсюду на территории Центральной Европы, как можно полагать, более всего напоминали современные пойменные леса. Время смешанного дубового леса было также и временем климатического оптимума всей послеледниковой эпохи. Среднегодовые температуры тогда были выше теперешних на 2,5—4°C; верхняя граница распространения леса в Альпах располагалась на 300—400 м, а в горах Скандинавии — на 200—300 м выше, чем теперь. Кроме того, осадки, вероятно, тоже были более обильными, чем в настоящее время.

Примерно за 3000 лет до н. э. в Европе почти повсеместно заметно снизилось участие вяза в древостое. Принято считать, что с этого времени начался следующий отрезок послеледниковой эпохи. Уменьшение участия вяза в составе растительного покрова уже давно считали загадочным, но и до сих пор ему нет достоверного объяснения. По мнению некоторых исследователей, это результат воздействия со стороны человека (скармливание листвы скоту). Но такое объяснение кажется сомнительным, поскольку этот процесс происходил одновременно на разных территориях. Возможно, в те времена вязы подверглись поражению вредителями, как это случилось в последнее время, когда большинство деревьев погибло от болезни, вызванной грибом.

Позднее теплое время, продолжавшееся от 3000 до 800 или 500 г. до н. э., сначала характеризовалось также господством смешанных дубовых лесов, в которых дуб все более доминировал. Затем постепенно появились бук, граб, в меньшем количестве пихта, а на северо-западе — и ель; эти растения со временем распространялись все шире. В позднее теплое время происходило медленное снижение среднегодовых температур.

Для истинно последнего отрезка истории развития растительности в послеледниковую эпоху — так называемого послетеплого времени — характерно широкое распространение бука, а также граба, который был представлен не столь обильно. Что же касается видов смешанного дубового леса, то во многих районах некоторую роль еще играл дуб; другие же древесные породы, а также и лещина почти исчезли. В целом об этом времени можно говорить как о времени бука.

Спорово-пыльцевые диаграммы позволяют установить, что на протяжении позднего теплого времени происходили некоторые колебания в составе лесов, обусловленные влиянием человека. Но человек еще не был в состоянии свести леса в



*Распространение куропаточьей травы (Dryas octopetala) в Европе*

*Тундра паркового типа с березой в Лапландии.*

*Такая тундра была распространена в Центральной Европе после отступления ледника.*





Центральной Европе на больших территориях или вызвать в них необратимые изменения. То же можно сказать и о начале послетеплого времени, хотя уже тогда влияние человека становилось все более ощутимым. Широкое сведение лесов, происходившее в средние века в разных районах Европы (в 600—1300 гг.), привело к первому коренному изменению ландшафта и растительности, что также ясно видно на спорово-пыльцевых диаграммах. Не менее наглядно они отображают результаты более поздней лесохозяйственной деятельности человека — превращение большинства лесов Центральной Европы в искусственные лесонасаждения и предпочтительное разведение определенных древесных пород. О влиянии человека на растительный покров мы подробно расскажем в следующей главе.

Итак, в истории развития растительности в поздне- и послеледниковое время можно выявить определенную последовательность смен: от тундры к березово-сосновым, затем — к смешанным дубовым и наконец — к грабово-буковым лесам. Между тем многие исследования, проведенные с помощью спорово-пыльцевого анализа, свидетельствуют, что подобные смены растительных сообществ происходили и на протяжении всех более ранних периодов потепления, но, разумеется, варианты смен были различными. Однако ранние периоды потепления обнаруживали полный цикл смен: от тундры снова к тундре. Вслед за отступлением края ледника появля-

лась тундра, за которой шли березовые или березово-сосновые леса, иногда с примесью ели. Затем обычно следовала четко выраженная фаза смешанных дубовых лесов, которая была как бы «центральной» в период потепления, а потом появлялись (дубово-) грабовые, еловые и пихтовые леса, сменявшиеся сосново-еловыми и сосново-березовыми. Их снова сменяла тундра.

Такая последовательность фаз в цикле смен растительных сообществ на протяжении периодов потепления, несомненно, была вызвана климатическими условиями. Современный период потепления, в котором мы живем, как уже отмечалось, обнаруживает такую же последовательность смен, лишь с тем отличием, что место фазы граба заняла фаза бука. В более ранние периоды потепления, происходившие в плейстоцене, бук не появлялся, а если и появлялся, то его участие было очень незначительным (см. диаграмму на стр. 66). Сравнение современного периода потепления с более ранними показывает, что фаза развития растительности, соответствующая настоящему времени, — это поздняя фаза цикла.

Значит ли это, что приближается новая ледниковая эпоха? Ответить на этот вопрос современная наука еще не может. Но к тому времени — а пройдет, вероятно, не менее нескольких тысяч лет — человек, по-видимому, сможет успешно противостоять и этому природному явлению.



# Влияние человека на мир растений

В предыдущей главе мы вкратце рассмотрели историю развития растительного мира. На протяжении чрезвычайно длительного времени он находился, так сказать, в равновесии с естественными факторами окружающей среды. Стоило им измениться, как на это реагировал и растительный покров, и равновесие вскоре снова восстанавливалось. Лишь на последнем этапе развития мира растений появился человек; его деятельность постепенно становилась все более существенной и наконец стала важным фактором, оказывающим влияние на растения.

В разных регионах земного шара человек начал воздействовать на растительный покров в разное время. Самое давнее и отчетливо выраженное влияние прослеживается в районах древних цивилизаций: в Передней Азии, в Средиземноморье, в Китае. Хорошо известно, что в те времена, когда в этих районах уже существовали высокоразвитые культуры, природа Центральной Европы оставалась еще нетронутой. Было бы чрезвычайно заманчиво описать результаты влияния, которое оказывали на растительный покров эти древние культуры, но, к сожалению, наши знания об этом скудны. Поэтому далее мы ограничимся лишь изложением того, что касается территории Центральной Европы.

В этом регионе люди обитали уже в плейстоцене, в периоды потепления. После последнего оледенения они опять появились вслед за отступлением ледника. Занимались они охотой и собирательством. Но их небольшие, постоянно кочующие племена были еще в такой зависимости от природной среды, что не могли оказывать влияния на развитие лесов в послеледниковую эпоху. До нового каменного века (неолита) никаких изменений не произошло: Центральная Европа почти сплошь была покрыта лесом. В целом свободные от леса территории — если не принимать во внимание водоемы — были очень невелики: они занимали чуть более 5%, а в некоторых областях от силы 10% общей поверхности. Такие изначально безлесные пространства простирались вдоль морских берегов (дюны и луга на засоленных почвах); безлесными были скалы и каменистые обрывы, верховые и долинные болота, топи. Лишь долинные болота занимали относительно большие площади в долинах некото-

рых «прарек», и прежде всего вблизи Балтийского моря.

Первое заметное воздействие на растительный покров человек оказал в неолите, когда многие местности стали гуще заселенными, люди перешли к земледелию и скотоводству и потому сделались оседлыми или по крайней мере реже меняли места обитания. В одних районах это произошло 6000 лет, в других — 5000—4000 лет назад. Создавались первые безлесные участки, пригодные для земледелия, и лес начали оттеснять; сначала это было временным явлением. Несмотря на примитивность орудий труда, люди уже в те времена были в состоянии разрезать или сводить лес. Кольцевание деревьев (снятие с них коры кольцом) и применение огня (подсечно-огневая система земледелия), вероятно, использовались уже давно. Правда, от площадей, расчищенных под пашни, довольно скоро отказывались — при примитивных методах земледелия питательные вещества почв быстро оказывались исчерпанными. Как показывают спорово-пыльцевые диаграммы, лес на этих площадях вскоре восстанавливался. За ранней стадией восстановления леса, во время которой главную роль играли береза и лещина, снова появлялся смешанный дубовый лес, характерный для позднего теплого

*Выжигание леса в тропиках часто еще применяют и поныне.*





времени послеледниковой эпохи. Продолжительность такого цикла использования почвы для земледелия и дальнейшего восстановления на этом месте леса насчитывала 200—400 лет.

Разрежению и оттеснению лесов в значительной мере способствовал и выпас в них домашних животных. Коровы, овцы, козы и свиньи, которых люди держали уже с неолита, кормились в лесу. Каких-нибудь 200 лет назад почти всюду в Центральной Европе домашних животных пасли, как правило, в лесах; нередко леса и использовали главным образом для выпаса! Прежде всего выпас скота сказывался на растительном покрове естественно возникших лесных полян, которые образуются и в неповрежденных лесах при падении очень старых деревьев. Подрост древесных пород, как и многие кустарники, повреждался скотом. С течением времени экстенсивный выпас скота в лесу приводил к существенному разрежению леса, так как появившиеся в древесном ярусе бреши не только не зарастали, но становились все более обширными. Открытые места быстро заселялись травянистыми растениями, в том числе злаками (такую картину и поныне можно наблюдать на каждой светлой лесной поляне). Поскольку многие из этих трав обладали более ценными кормовыми свойствами, чем изначально существовавшие в лесу растения наземного яруса или листва деревьев, такие осветленные леса обеспечивали кормом большее число пасущихся в них домашних животных, а это вполне соответствовало интересам человека. Но выпас скота часто вызывал изменения в составе лесов. Преимущественное развитие получали такие виды древесных растений, которые животные поедали неохотно или вовсе не поедали, а также такие, которые были способны переносить повреждения, наносимые скотом.

Долгое время жители Центральной Европы концентрировались в нескольких определенных областях, называемых областями древних поселений. Они охватывали предгорья Альп от Юры до Нижней Австрии, значительную часть юго-запада ФРГ и Верхнерейнской низменности, а также северный склон Среднегерманских гор от Вестфалии через предгорья Гарца, Тюрингию, Саксонию и далее на восток. К началу нашей эры эти области были уже сравнительно плотно заселены, а леса местами сильно разрежены. Но между относительно безлесными участками все еще существовали огромные леса, на составе которых почти не сказывалось воздействие человека и домашних животных. В те времена, вероятно, около 70—75% территории Центральной Европы еще было покрыто лесами.

Римский писатель Тацит в своем труде «Германия», опубликованном в 98 г. н. э., привел

такое часто цитируемое замечание о природе Германии: "Terra... in universum tamen aut silvis horrida aut paludibus foeda..." («Страна... в основном или заросла лесами, или обезображена болотами...»). Хотя Тацит сам не бывал в Германии, и приводимые им сведения исходили от римских офицеров и торговцев, его высказывание относится лишь к территории, которая тогда была известна римлянам, то есть примерно к области, расположенной южнее Майна и Дуная. Во времена Тацита эта область уже была сравнительно плотно заселена, а ее леса разрежены. На римлян, пришедших из солнечного и почти лишенного лесов Средиземноморья, области южной Германии, еще покрытые лесами, произвели, очевидно, сильное впечатление. Но все же приведенное Тацитом описание, пожалуй, в большей степени могло бы относиться к северной части Центральной Европы.

Следующий период сведения лесов ради пашен наступил незадолго до окончания первого тысячелетия нашей эры, во времена правления Каролингов. Возникли «области новых поселений». Но и при этом севернее Эльбы оставались районы, еще не подвергшиеся существенному воздействию человека. В других областях уже к концу XII в. в целом установилось характерное и для настоящего времени распределение площадей между лесом и окультуренными землями. На территориях к северу и востоку от Эльбы современное соотношение площадей, занятых лесами и полями, сложилось примерно к 1400 г.

Конечно, в средние века леса выглядели совсем не так, как теперь. Вряд ли существовали сомкнутые высокоствольные леса. Лесами тогда называли обильно заросшие кустарниками, сильно разреженные насаждения, в которых крупные деревья стояли поодиночке или группами. Поэтому леса, в сущности, имели характер парков, что определялось общепринятым выпасом в них скота. К этому добавлялась почти беспорядочная рубка деревьев ради получения древесины.

Таким предстает перед нами этот ландшафт на многих полотнах художников-романтиков: отдельные группы деревьев и кустарников; обширные открытые пространства, на которых часто изображены пастухи и пасущиеся животные — невольные творцы таких ландшафтов. Для многих людей, живших в средние века, «парковые» ландшафты были идеальными, что позднее нашло отражение в практике садоводства в форме «английского парка».

Если выпасом домашних животных в лесу человек осуществлял непреднамеренный отбор древесных пород, то часто, особенно в позднем средневековье, он сознательно способствовал распространению дуба. Это объяснялось тем, что желуди играли





*Участок ненарушенной пустоши, возникшей под влиянием выпасов*

большую роль в свиноводстве. Стремясь обеспечить свиней кормом, люди во многих местах, обычно вблизи поселений, насаждали дубовые рощи. Многие дубы, своим величественным обликом украшающие современные леса, были посажены в позднем средневековье с хозяйственными целями.

Такой способ ведения хозяйства неизбежно должен был привести к нехватке древесины. Ведь ее использовали не только для изготовления предметов обихода и в качестве строительного материала — древесина обычно представляла собой и единственный вид доступного топлива. Рудники, стекольные заводы, установки для солеварения и т. п. поглощали огромные количества древесины. Поэтому в некоторых странах уже в XII, а в других — в XIV—XV вв. издавались особые предписания об упорядоченном пользовании древесиной.

Достойную внимания попытку предотвратить нехватку древесины еще в 1368 г. предпринял городской совет Нюрнберга, впервые начав искусственное лесоразведение посевом семян сосны. В XV в. этому примеру последовали власти Франкфурта-на-Майне. Но только в XIX в. во многих странах было осуществлено, а затем очень быстро распространилось искусственное разведение хвойных древесных пород. Это положило начало планомерному, упорядоченному ведению лесного хозяйства, что в свою очередь привело к существенному преобразованию лесов.

В настоящее время в Центральной Европе едва ли найдутся леса, о которых можно было бы

говорить как о «естественных». Даже те из них, что производят такое впечатление, при более внимательном изучении обнаруживают признаки прежних воздействий и следы хозяйственного использования.

**Растительные сообщества, возникшие под влиянием человека.** Экстенсивный выпас скота в средние века не только наложил отпечаток на ландшафты Центральной Европы — он привел к становлению новых, иногда занимающих большие пространства растительных сообществ. На относительно бедных почвах после осветления лесов нередко возникали пустоши. Правда, существуют и изначально безлесные пустоши. Но они встречаются только в районах, непосредственно примыкающих к берегам морей, и занимают очень небольшие площади. Многие же пустоши, например известная Люнебургская пустошь, возникли лишь в результате вмешательства человека.

Малопродуктивные выгоны и луга тоже образовались после экстенсивного выпаса, который был сопряжен с постоянным извлечением из почвы питательных веществ и поэтому приводил к ее обеднению. С другой стороны, здесь произрастали многие нетребовательные виды (если они переносили воздействия выпаса), которые были бы вытеснены с богатых питательными веществами местообитаний другими видами, а в лесах не могли бы расти из-за недостаточного освещения.

На сухих, обычно неглубоких и богатых известью почвах могли развиваться сухие (так называемые ксеротермные) луговины. В Центральной Европе их флористический состав насчитывает множество разных видов; область их основного распространения находится либо в Средиземноморье и прилегающих к ней районах, либо в степях Юго-Восточной Европы (см. также т. 2). Такими остепненными пустошами, как их часто называют, ботаники интересуются уже давно. В природных ландшафтах, не испытывающих на себе влияния деятельности человека, они могут занимать совсем небольшие площади. Как уже отмечалось, такие изначально безлесные, не покрытые кустарниками участки имеются только на скалах, каменистых склонах и очень крутых берегах-обрывах (см. рисунок). Здесь светлюбивые виды сухих луговин могли удержаться со времени климатического оптимума (время смешанного дубового леса), а затем эти особые местообитания служили территориями, откуда происходило вторичное расселение. Для таких сухих луговин экстенсивный выпас, по-видимому, тоже имел серьезное значение. Как известно, козы отлично карабкаются по крутым склонам и объедают траву в таких местах, которые недоступны другим пастущимся домашним животным. Вероятно, на всех



сухих луговинах сказался выпас, именно поэтому они остались свободными от кустарников и деревьев.

В местностях, издавна заселенных людьми, остепненные пустоши встречаются особенно часто. Однако изначально они вовсе не были там широко распространены. Это объясняется тем, что в этих районах влияние человека проявилось раньше и было более стойким. Стоит прекратить выпас, как на таких луговинах почти повсюду быстро начинают расти небольшие леса; они и подавляют сообщества светлюбивых ксерофильных растений, не способных противостоять конкурентам. Сейчас во многих заповедниках сухие луговины зарастают кустарниками. Найти экономически оправданные меры для предотвращения этого процесса — одна из сложных проблем охраны природы.

Сперва невольно, а затем сознательно человек влиял и на водный баланс окружавшей его местности, создавая растительные сообщества, которых прежде не существовало. Разрежение лесов в бассейнах крупных рек привело к тому, что осадки стали быстро стекать в реки, вызывая эрозию почв. Это было особенно заметно после массового сведения лесов. Если до этого в поймах рек образовывались песчаные отложения, то усилившаяся эрозия привела к образованию пойменных суглинков в нижнем течении рек. Иногда такие отложения достигают многометровой толщины. Известный геоботаник Элленберг изобразил этот процесс и связанные с ним изменения растительного покрова в виде наглядных профилей, которые мы воспроизводим. Хотя на схемах изображена р. Везер, их можно отнести ко всем крупным речным долинам Центральной Европы. Рисунки показывают также изменения уровня грунтовых вод и среднего уровня воды в реке во время паводков. При сведении лесов в бассейнах рек уровень воды в них становился менее устойчив. Таяние снега или выпадение обильных осадков вызывало сильные паводки, которые в свою очередь способствовали глубинной эрозии и, следовательно, углублению русел рек. В результате уровень грунтовых вод понижался, хотя уровень воды в реках оставался в норме. Позднее эти процессы были усилены спрямлением русел, сооружением дамб и т. п.

Луга появились, по-видимому, сравнительно недавно. Но уже римляне владели техникой создания лугов на почвах, пригодных под пашни. В областях Центральной Европы, подвластных римлянам, под их влиянием, вероятно, и возникли первые луга. В других областях они первоначально появились, по-видимому, в результате вырубок ольшатников, находившихся близ поселений. После вырубки деревьев возникали осоковые болота, а из них — после

сенокосов — сырые луга, дававшие грубое сено, и даже влажные луга. Такие изменения (а они могут идти и в обратном направлении) происходят очень быстро, иногда в течение нескольких лет. Луга типа «тучных» — без специального внесения удобрений — могли образоваться только на поймах рек, где периодические затопления способствовали приношению питательных веществ. Как показали исследования, такие луга образовались не ранее IX—X вв., следовательно, им едва ли больше тысячи лет. Однако этого отрезка времени было достаточно, чтобы возникли разнообразные и флористически богатые луговые растительные сообщества.

В некоторых областях луга образовались совсем недавно в результате осушений. Во многих долинах «прарек» на прилегающей с юга к Балтийскому морю территории, которая во время последнего оледенения была покрыта ледником, на мощных, богатых известью и постоянно насыщенных водой торфах возникли безлесные мелкоосоковые болота. До середины XVIII в., а местами до XIX в. эти долинные болота еще были практически нетронутыми: их почти не посещали ни люди, ни домашние животные — болота были едва проходимыми. Лишь вблизи населенных пунктов и по краям долин, где создавались дренажные каналы, появлялись небольшие участки лугов. После создания водотводных каналов и густой дренажной сети уровень грунтовых вод понизился, что привело к образованию лугов, на которых покос сначала производили один раз в год и вели экстенсивное хозяйство. Хотя растительный покров лугов был довольно пестрым и в его состав входили многие виды растений, все же эти луга были малопродуктивными. Единообразные, богатые питательными веществами и интенсивно используемые травостой, покрывающие сейчас широкие долины, возникли в наши дни.

В Центральной Европе, в районах, не испытывавших влияния человека, не было настоящих лугов. Возникает резонный вопрос: откуда произошли луговые растения? Многие виды, обитающие на лугах, и раньше входили в состав местной флоры, но росли в совершенно иных растительных сообществах. Например, виды мятликовых лугов — это выходцы из влажных дубово-березовых лесов, заболоченных березняков, смешанных дубовых лесов с переменным увлажнением или с окраин верховых болот. Виды влажных лугов прежде произрастали в заболоченных ольшатниках, ольхово-ясеновых лесах, а также в пойменных лесах. Виды лугов, дающих грубое сено, — это виды тростниковых и крупноосоковых болот, которые образовались на отмелях по краям водоемов. По-видимому, только некоторые виды сравнительно молодых «ту-



чных» лугов, такие, как скерда двулетняя (*Crepis biennis*), колокольчик раскидистый (*Campanula patula*) и козлобородник луговой (*Tragopogon pratensis*), не входили в состав первоначальной флоры, а пришли из восточноевропейской лесостепи. Несмотря на различное происхождение, луговые растения под влиянием покосов, по-видимому, очень быстро составили новые растительные сообщества, обнаруживающие удивительную долговечность и устойчивость. Примечательно, что во флоре центрально-европейских лугов нет ни одного вида, который был бы заносным и происходил бы из другого флористического царства.

**Сегетальные сорняки.** Совершенно по-иному обстоит дело с сорняками, засоряющими поля, и с рудеральными, или мусорными, растениями. Как уже упоминалось, земледелием в Центральной Европе начали заниматься в позднем каменном веке, то есть 5000—6000 лет назад. С тех пор известны и сорняки, которые вопреки желанию земледельцев приносивались к существованию среди культивируемых растений. Некоторые из этих пашенных сорняков пришли к нам вместе с культурными растениями. Как и возделывавшиеся сначала виды хлебных злаков (дикие формы пшеницы — эммер, одностернянка и спельта, а также просо и др.), некоторые сорняки родом из горных степей, степей и полупу-

Образовавшееся на грабене (опустившемся участке земной коры) долинное болото на севере ГДР — возникшая естественным путем безлесная территория



Местами не заросший деревьями крутой обрыв в урочище Штубнитц (остров Рюген)

стынь Передней Азии или Средиземноморской области. К видам, которые были сорняками на полях с появления земледелия, относятся, например, василек синий, или полевой (*Centaurea cyanus*), куколь обыкновенный (*Agrostemma githago*), виды мака (*Papaver*), костер ржаной (*Bromus secalinus*), живокость полевая (*Delphinium consolida*), ромашка лекарственная (*Matricaria chamomilla*, = *M. recutita*), ярутка полевая (*Thlaspi arvense*), дымянка лекарственная (*Fumaria officinalis*) и др. Некоторые полевые сорняки, предпочитающие почвы, богатые соединениями азота, — это растения дикой флоры Центральной Европы, где они росли по загрязненным краям водоемов и по побережьям морей, по берегам рек и т. п. В природных ландшафтах они играли весьма подчиненную роль; лишь земледелие предоставило им возможность обильно развиваться. К числу таких видов, вероятно, относились разные маки — мак белый (*Chenopodium album*) и мак многосемянный (*Chenopodium polyspermum*), горцы (горец шавелелистный, *Polygonum lapathifolium*, и горец почечуйный, *Polygonum persicaria*), звездчатка средняя, или мокрица (*Stellaria media*), мята полевая (*Mentha arvensis*) и др.

Но известны полевые сорняки, которые попали к нам сравнительно недавно. Одни из них были непреднамеренно занесены благодаря развитию транспортных средств, другие сознательно культивировались как декоративные растения или растения, пополнявшие коллекции ботанических садов. Иног-



Влияние человека ничтожно

до н. э.

Прогрессирующее сведение лесов,  
усиливающаяся эрозия почв

около 1000 г.

Максимальное сведение лесов,  
начавшееся снижение уровня грунтовых вод

около 1800 г.

Осушение и облесение

около 1900 г.

----- Средний уровень воды во время паводка

- - - - - Средний уровень грунтовых вод

Изменения растительного покрова долины реки в верхнем и нижнем ее течении, вызванные влиянием человека (по Ellenberg)

да можно даже указать год, когда был завезен тот или иной вид. Так, например, повсюду часто встречающийся сорняк вероника персидская (*Veronica per-*

*sica*) в 1805 г. одичала, расселившись из ботанического сада в Карлсруэ; галинзога мелкоцветная (*Galinsoga parviflora*), родина которой — область от Перу до Мексики, примерно в 1880 г. вышла за пределы Берлинского ботанического сада и любительских садов. Число видов сегетальных растений продолжает увеличиваться и в настоящее время. Всего несколько десятилетий назад в разных районах Центральной Европы начал быстро распростра-





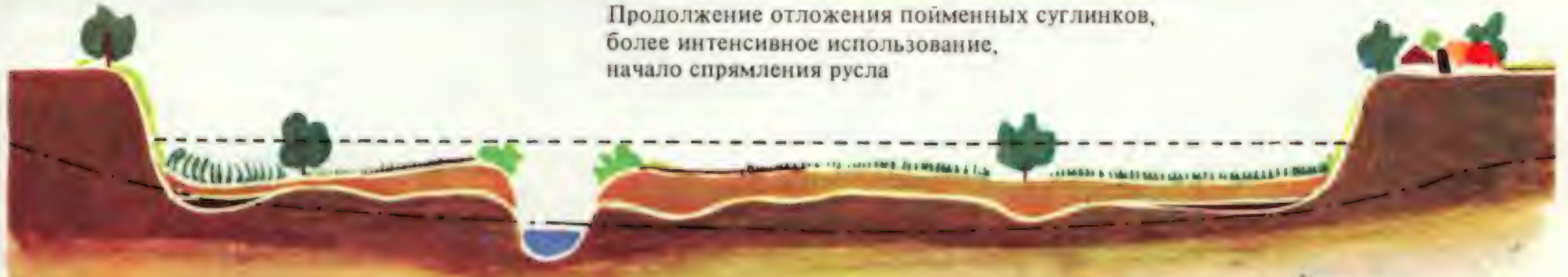
до н.э.

Начало образования пойменного суглинка, экстенсивное использование



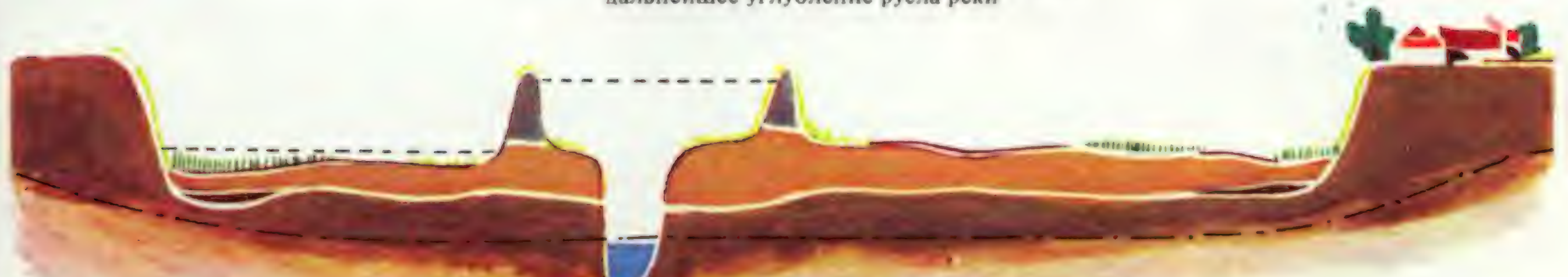
около 1000

Продолжение отложения пойменных суглинков, более интенсивное использование, начало спрямления русла



около 1800 г.

Сооружение дамб, распахивание поймы, дальнейшее углубление русла реки



около 1900 г.

няться другой вид галинзоги — галинзога реснитчатая (*Galinsoga ciliata*). Центрами ее распространения отчасти также были ботанические сады.

Виды, не входящие в состав естественной флоры какой-либо области, а попавшие туда исключительно в результате прямого или косвенного содействия человека, называют хемерохорами. В зависимости от времени их заноса или одичания среди них различают археофиты и неофиты. Первые были

занесены к нам в доисторические времена и уже давно приобрели «права гражданства». О ряде видов сейчас трудно решить, археофиты они или представители местной дикой флоры. Но обычно археофиты не входят в состав естественных или близких к естественным растительных сообществ. Занос неофитов, напротив, происходил недавно, в исторически датируемое время. Но, конечно, между этими двумя группами заносных растений не всегда



можно провести четкую границу. Новые археологические находки иногда позволяют сделать вывод, что вид, который до сих пор считали неофитом, оказывается археофитом. Так, например, дурнишник обыкновенный (*Xanthium strumarium*) долгое время считали неофитом, занесенным из Америки примерно в 1500 г. Между тем удалось показать, что этот вид существовал в местах поселений в северной части Центральной Европы уже в VII — VIII вв.

**Рудеральные растения.** Археофиты и неофиты встречаются не только среди сеgetальных сорняков. Особенно много их среди рудеральных (мусорных, или пустырных) растений, произрастающих на отбросах, кучах мусора, на сильно удобренных обочинах дорог и т. п. К ним относится и упомянутый выше дурнишник. Места обитания рудеральных растений богаты прежде всего азотом, но и другими питательными веществами — фосфором, калием и др., зато время от времени они сильно высыхают. Своим существованием сообщества мусорных растений также обязаны деятельности человека; без его влияния они бы исчезли (см. рисунок). По-видимому, впервые они стали рудеральными в те времена, когда кочевые племена охотников и собирателей стали окончательно переходить к оседлому образу жизни земледельцев и скотоводов. В тех местах, где человек живет долго, появляются отбросы, богатые органическими веществами, а это приводит к тому, что ближайшие к жилью территории оказываются удобренными. В этом отношении места поселений человека в неолите в принципе не отличались от территорий современных кемпингов, разве что интенсивностью накопления отбросов. Аналогичное воздействие оказывает и скотоводство. Поэтому не удивительно, что вместе со свидетельствами о существовании земледелия мы находим и доказательства примерно одновременного появления рудеральных растений.

Конечно, и в ненарушенных природных ландшафтах имелись богатые соединениями азота местообитания с соответствующими растительными сообществами. Такими «естественными кучами отбросов» были бичевники — скопления органических остатков по берегам крупных озер и рек или скопления водорослей по берегам морей. Отсюда пришли такие рудеральные растения, как крапива двудомная (*Urtica dioica*), мари белая и сизая (*Chenopodium album* и *Chenopodium glaucum*), щавель туполистный (*Rumex obtusifolius*), пижма обыкновенная, или дикая рябинка (*Tanacetum vulgare*), полынь обыкновенная, или чернобыльник (*Artemisia vulgaris*), чертополохи поникший и курчавый (*Carduus nutans* и *Carduus crispus*), бодяк полевой (*Cirsium arvense*) и др. Естественные обильно удобренные участки



Сильно засоренный посев.

Видны мак-самосейка и василек синий, или полевой.

существовали — особенно в области Альп — в местах обитания серн и других крупных животных. Для таких территорий особенно характерны мощно

Татарник на обочине дороги близ селения Токай (Венгрия)





Некоторые виды, занесенные человеком в Центральную Европу в доисторическое время (археофиты)

развивающиеся экземпляры шавеля альпийского (*Rumex alpinus*). Но благодаря животноводству подобного рода местообитаний стало значительно больше.

Большинство рудеральных растений — археофиты и неофиты. Первые обычно встречаются на старых пустырях; таковы, например, заросли полыней, лопухов, синяка, татарника. Вторые же приурочены главным образом к рудеральным сообществам, существующим непродолжительное время, например к зарослям гулявника или лебеды. Из растений обеих групп назовем здесь лишь немногие. Так, к числу археофитов относятся татарник колючий (*Onopordon acanthium*), лопух большой (*Arctium lappa*), белокудренник черный (*Ballota nigra*), синяк обыкновенный (*Echium vulgare*), крапива жгучая (*Urtica urens*), пустырник обыкновенный (*Leonurus cardiaca*), просвирник пренебреженный (*Malva neglecta*), ячмень мышиный (*Hordeum murinum*) и многие другие. Представители неофитов: лебеда лоснящаяся (*Atriplex nitens*), щирицы (щирица белая, *Amaranthus albus*, с 1880 г., щирица зеленоколосная, *Amaranthus chlorostachys*, с 1903 г.,

Молокан татарский (*Lactuca tatarica*): этот растущий по берегам залива Грейфсвальдер-Бодден (ГДР) неофит занесен сюда всего несколько десятилетий назад



Куколь обыкновенный  
*Agrostemma githago*

Дурнишник обыкновенный  
*Xanthium strumarium*

Дымянка лекарственная  
*Fumaria officinalis*

Синяк обыкновенный  
*Echium vulgare*

Пустырник обыкновенный  
*Leonurus cardiaca*

Ячмень мышиный  
*Hordeum murinum*





Некоторые виды, пришедшие или занесенные в Центральную Европу лишь в относительно недавнее, историческое время (неофиты)

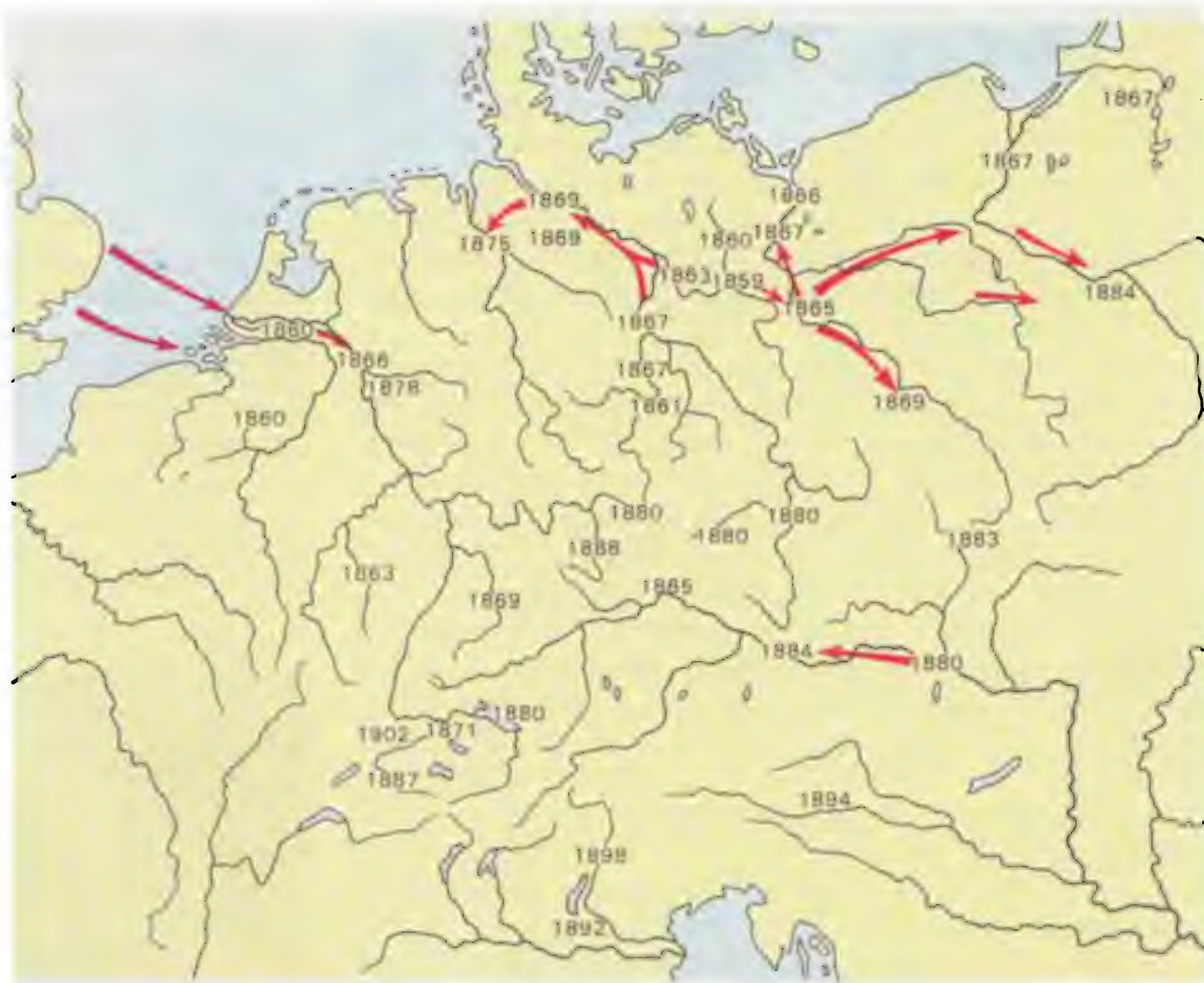
и ширица жминдовидная, *Amaranthus blitoides*, с 1907 г.), гулявники (гулявник Лёзеля, *Sisymbrium loeselii*, XVIII в., гулявник ирио, *Sisymbrium irio*, с 1700 г., и гулявник высокий, *Sisymbrium altissimum*, с XIX в.), ромашка пахучая (*Matricaria matricarioides*, = *M. discoidea*, с 1852 г.) и др. (см. рисунок слева).

**Неофиты в растительных сообществах, близких к естественным.** Большинство «новоселов» центрально-европейской флоры связано с созданными человеком местообитаниями, дальнейшее существование которых зависит непосредственно от него: либо человек постоянно заново создает такие местообитания (кучи мусора, отбросов и т. п.), либо в результате его хозяйственной деятельности устраняется конкуренция со стороны растений местной флоры. Пока лишь немногим занесенным видам удалось надолго войти в состав растительных сообществ, близких к естественным, и тем самым стать практически постоянными компонентами местной флоры. Согласно последним сведениям, в Центральной Европе насчитывается не более 115 таких видов. Характерно, что в этих случаях речь прежде всего идет о сравнительно неустойчивых растительных сообществах, видовой состав которых в разные годы меняется в определенных пределах.

Например, молокан татарский (*Lactuca tatarica*) родом из Центральной Азии и прилегающих к Черному морю областей в 1902 г. впервые появился на берегу залива Грейфсвальдер-Бодден, куда, по-видимому, был занесен во время зимних перелетов голубеобразными птицами — саджами. Он быстро вошел в состав растительных сообществ дюн и теперь распространен по берегам Балтийского моря от острова Рюген до острова Узедом.

Один из известнейших случаев внедрения занесенных растений в сообщества, близкие к естественным, — распространение в Европе элодеи канадской, или водяной чумы (*Elodea canadensis*). Это растение родом из средних широт Северной Америки; в 1836 г. его завезли в Ирландию вместе с древесиной. Отсюда элодея быстро расселилась по водоемам Британских островов и примерно в 1860 г. попала в Голландию и Бельгию. Распространение элодеи по центрально-европейским водоемам во многом способствовало ее культивированию в ботанических садах Берлина и прилегающих районов (1859 г.), откуда она стала расселяться необычайно быстро; уже двадцатью годами позже ее можно было встретить почти во всех водоемах Центральной





Распространение элодеи канадской, или водяной чумы (*Elodea canadensis*), в Центральной Европе (по Suessenguth)

Европы. Временами она размножалась настолько обильно, что препятствовала ловле рыбы и движению судов. Отсюда и название растения — водяная чума. С тех пор элодея хорошо приспособилась к жизни в естественных или близких к естественным сообществах водных растений.

Во многих прибрежных зарослях тростника прочно обосновался аир болотный (*Acorus calamus*). И хотя этот вид у нас стал обычным, все же речь идет о неофите, привезенном с Востока одним ботаником в 1574 г. Несомненно, быстрому распространению этого лекарственного растения способствовало неоднократное намеренное разведение его в разных местах.

Наиболее сбалансированными оказываются лесные растительные сообщества, куда новые виды почти не в состоянии внедриться. Исключение составляет недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora*) — растение из Восточной Сибири и Монголии, которое в 1837 г. было высажено сначала в Дрездене, а затем в других местах и быстро одичало. Долгое время его расселение происходило сравнительно медленно. Однако сейчас наблюдается массовое распространение растения; оно все чаще

встречается в составе яруса трав влажных лиственных лесов, дубово-грабовых лесов и т. п., причем даже вытесняет растения местной флоры.

### Изменения в составе флоры и растительности

Из сказанного выше следует, что с тех пор, как человек стал оказывать постоянное воздействие на жизнь растительного покрова, он создал множество новых местообитаний, а следовательно, и новых растительных сообществ, которых прежде в природе не существовало. Мы говорили о сухих и малопродуктивных луговинах, о сообществах сухих и теплых местообитаний, о лугах и пустошах, о засоряющих поля сорняках и рудеральных растениях, но при этом далеко не исчерпали многообразия растительных сообществ, своим появлением обязанных человеку. В Центральную Европу попало много новых видов, однако лишь некоторые (из тех, что сумели акклиматизироваться и существовать на отдельных небольших территориях) смогли широко распространиться. Благодаря деятельности челове-



ка флора и растительность стали значительно богаче и разнообразнее. Этот отрезок времени соответствует нижней части схемы, помещенной на стр. 84. В принципе безразлично, нанесены ли на ось абсцисс числа видов или числа растительных сообществ. В каждом из этих случаев менялись бы абсолютные значения, а не ход кривой. Разумеется, схема во многом гипотетична и не позволяет судить о конкретном числе видов.

Имеется немало свидетельств о том, что той или иной степени разнообразия растительного покрова соответствовала определенная форма ведения хозяйства. Когда в неолите стало развиваться земледелие, техника обработки почвы была примитивной, а люди еще часто кочевали. Серьезных изменений в окружающей природной среде человек вызвать не мог, и разнообразие растительного покрова увеличивалось очень медленно. Однако результаты воздействия человека и его домашних животных на природу с течением времени накапливались. С появлением обитых железом сельскохозяйственных орудий стала возможной более интенсивная обработка почвы, что в свою очередь повлияло на растительный покров. Ландшафту паркового типа, который сформировался в результате длительного выпаса и был характерен для средних веков и позднего средневековья, были также свойственны определенные растения и растительные сообщества, как и обусловленному экстенсивным ведением хозяйства преиндустриальному культурному ландшафту (примерно 1750—1850 гг.), когда разнообразие флоры и растительности стало, вероятно, максимальным. Несомненно, на этой стадии

*Породистый крупный рогатый скот в заповеднике «Восточный берег озера Мюриц».*

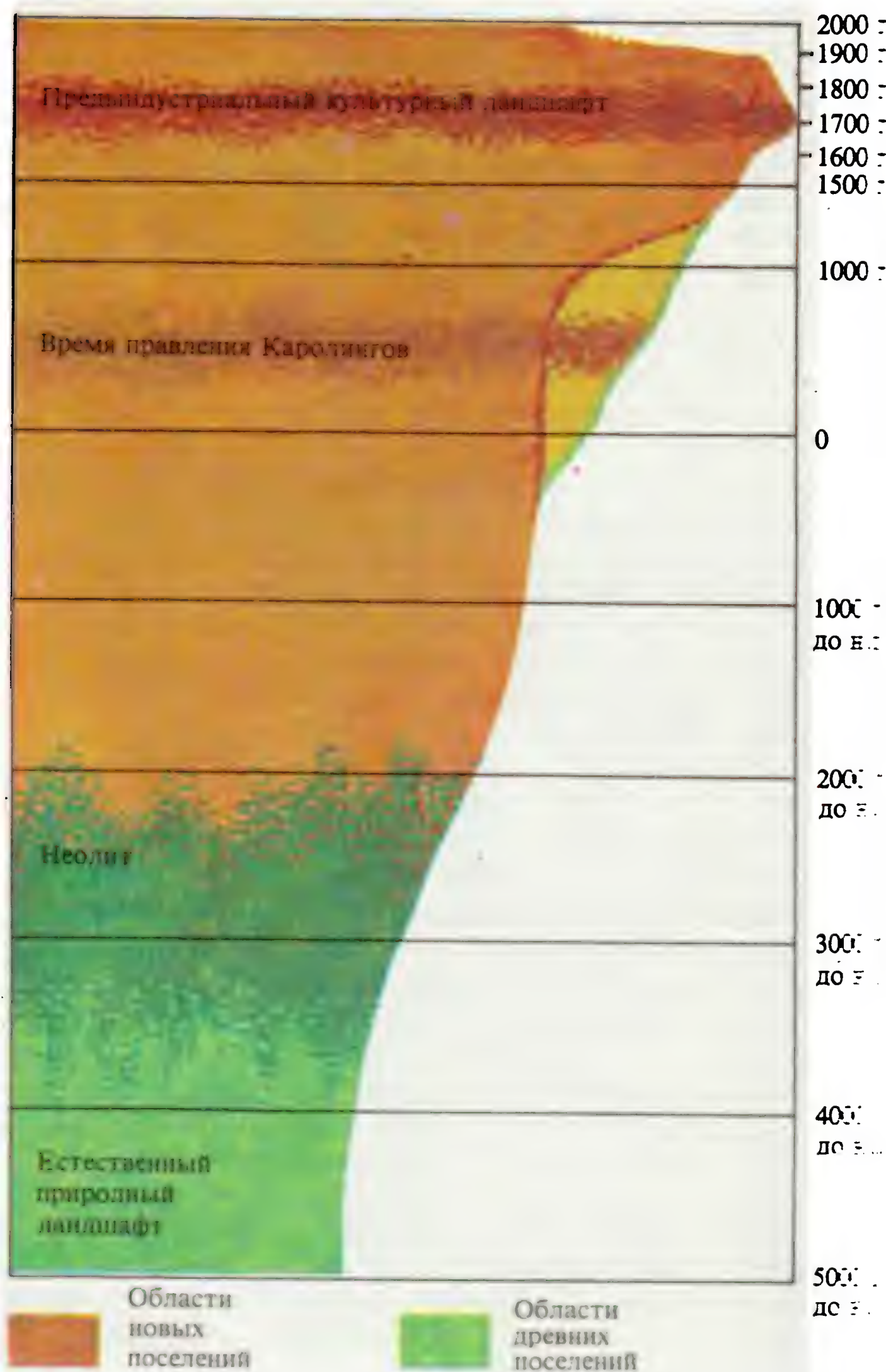
*Выпас скота — пример современных мероприятий, проводимых для охраны природы в заповедниках.*



развития растительный покров состоял из гораздо большего числа видов, чем во время существования какого-либо другого природного ландшафта, возникшего под влиянием человека.

С интенсификацией сельского хозяйства по мере проводимых на больших площадях мелиорационных работ и т. п. флора и растительность обнаружили первые признаки обеднения. Правда, этот процесс не сразу проявился в сокращении числа видов. Напротив, в первое время оно даже возросло, поскольку работа транспорта усилилась и появились большие возможности заноса растений, что привело к по-

*Схема изменения видового разнообразия флоры Центральной Европы (на отрезке, соответствующем последним пяти векам, масштаб увеличен)*





полнению флоры новыми пришельцами. Так, в Финляндии число постоянно встречающихся видов растений в 1891 г. достигало 1050, в 1924 г. — 1140, а в 1957 г. — 1227 видов. На начавшееся обеднение флоры указывало прежде всего то обстоятельство, что представители многих видов стали встречаться реже.

В первые десятилетия нашего века, а особенно после 50-х гг., в Центральной Европе почти повсюду наблюдалась интенсификация сельского хозяйства. Возросли технические возможности, началось массовое применение гербицидов и т. п. В результате произошло серьезнейшее изменение большинства территорий, в частности их флоры и растительности. Многие биотопы прединдустриального культурного ландшафта стали быстро исчезать, мир растений оскудевал.

К сожалению, мы не всегда располагаем точными сведениями о флоре и растительности прошлых времен, которые позволяли бы как количественно, так и качественно оценить размеры этого обеднения. Но в тех случаях, когда такие сведения имеются, они просто поразительны! Так, в Нидерландах из изначально существовавших и занесенных видов сосудистых растений свыше 37% вымерли, стали крайне редкими или находятся на грани исчезновения. Под угрозой исчезновения можно считать даже 54% всех видов. У эпифитных мхов и лишайников, которые чувствительнее к загрязнению воздуха, чем высшие растения<sup>1</sup>, это обеднение еще на 40% выше. Картина становится еще более впечатляющей, если рассматривать не просто число видов, а его снижение на определенной площади. Обратимся и на этот раз к Нидерландам. В 1900 г. на 1 км<sup>2</sup> там встречалось 120 видов, теперь только 70. За этот промежуток времени число местонахождений всех 600 ныне редких видов снизилось даже на 80%! Но столь точные сведения имеются об очень немногих странах. Поэтому теперь во многих государствах создаются так называемые Красные книги, позволяющие установить число как уже исчезнувших, так и находящихся под угрозой исчезновения видов. Во флоре Центральной Европы — с учетом только высших растений, без неофитов — 9—10% видов следует считать вымершими или вымирающими, а еще 25% находятся под угрозой вымирания.

Вряд ли надо подчеркивать, что эти проблемы непосредственно связаны с мероприятиями по охране природы. Как известно, первые попытки охраны природы в Центральной Европе делались в конце прошлого — начале нынешнего столетий, то есть когда первые признаки обеднения мира растений стали очевидными. С тех пор во всех европейских странах приняты законы об охране природы (в большей или меньшей мере развернутые). Они, в частности, преследуют цель по возможности сохранить оставшееся многообразие фауны, флоры и растительности для наших потомков. Законы об охране природы в принципе не отличаются от давно принятых во всех государствах с высокоразвитой культурой основных положений о том, что к культурному наследию надо относиться бережно, защищать, охранять его и сохранить для грядущих поколений. Так же как народ чувствует себя ответственным за сохранность своей национальной культуры, он должен не менее ответственно относиться и к охране природных богатств своей родины.

Приводимая схема дает некоторые общие указания о защите и охране природы. Максимальное обилие видов и растительных сообществ в период прединдустриального культурного ландшафта было в первую очередь определено тогдашними способами экстенсивного ведения хозяйства: малопродуктивные однократные укосы с неудобренных лугов, экстенсивный выпас скота, пахота без внесения искусственных удобрений и т. п. Различие между такой формой ведения хозяйства и современной огромно. Разумеется, прежние формы хозяйствования нельзя сохранить, и едва ли кто-либо в этом заинтересован. Следовательно, остается одна возможность — имитировать их. Совершенно очевидно, что это может быть сделано только на небольших площадях и только в заповедниках. Трудности такого воспроизведения весьма велики и до сих пор не преодолены. Для этого потребуются неоднократные исследования. Положительный эксперимент, проведенный в заповеднике «Восточный берег озера Мюриц» (ГДР), где содержится стадо породистого крупного рогатого скота, и поныне остается едва ли не единственным в своем роде.

Дальнейшее обеднение мира растений представляется неотвратимым. Многие из того, чем прежде были богаты флора и растительность, в лучшем случае может быть сохранено в заповедниках. Но даже такие мероприятия сопряжены с огромными усилиями и значительными материальными затратами.

<sup>1</sup> Многие европейские ботаники часто относят мхи к низшим растениям, считая высшими не все, а только сосудистые архегониальные и, конечно, покрытосеменные растения.



# Флористические царства и зоны растительности Земли

Влияние на растения биотических и абиотических факторов внешней среды, а также развитие растений на протяжении всей истории их существования обусловили становление современного нам растительного мира, распространение отдельных видов, а также возникновение и обособленность растительных сообществ. Пространственное разделение растительного покрова Земли можно проводить двояко: основное внимание уделять либо флоре, либо растительности. Эти два понятия не следует смешивать. Под флорой подразумевают совокупность таксонов растений, существующих на определенной территории; при этом обычно речь идет о видах, а при рассмотрении более обширных территорий — о родах или семействах, иными словами, всегда о таксономических единицах. Растительность же — совокупность растений, покрывающих какую-либо территорию; она рассматривается независимо от их таксономической принадлежности. Поэтому понятие «растительность» характеризует скорее массу растений и их сосуществование<sup>1</sup>. Не будет никакого противоречия, если, например, сказать, что какая-то область, флора которой бедна (то есть включает в себя небольшое число видов), покрыта пышной растительностью. И напротив, хотя на покрывающей склон остепненной луговине и обнаруживается множество видов (богатая флора), растения могут располагаться разреженно, то есть растительность здесь бедная<sup>2</sup>.

## Флористическое районирование Земли

В результате трудоемких исследований, проведенных многими поколениями ботаников, постепенно накопились сведения о флорах самых разных областей земного шара. Как показали сопоставления полученных результатов, можно выявить разные флористические районы, различающиеся по флористическому составу. Оказалось возможным класси-

фицировать флористические районы, учитывая степень выраженности этих различий. Естественно, их следует оценить по-разному в зависимости от того, различаются ли флоры каких-либо двух районов лишь некоторыми видами или же содержат разные роды или даже семейства; важно также определить, сколько эндемичных таксонов входит в состав флоры, какого они ранга и т. д. Флористические районы, обнаруживающие максимально выраженное своеобразие, называют флористическими царствами; царства подразделяют на флористические области, области — на провинции, провинции — на округа (в этом ряду соподчиненных категорий своеобразие флор последовательно снижается). Соподчинение флористических районов отнюдь не связано с размерами тех территорий, которые они занимают, а зависит от степени выраженности флористического своеобразия и вместе с тем от своеобразия исторического развития флор.

Различают шесть флористических царств земного шара:

1. Голарктическое (Holarctis)
2. Палеотропическое (Palaeotropis)
3. Неотропическое (Neotropis)
4. Австралийское (Australis)
5. Капское (Capensis)
6. Антарктическое (Antarctis)

Территории, которые они занимают, показаны на карте на стр. 87.

**Голарктическое царство.** По занимаемой им территории это царство — крупнейшее на планете: оно простирается по всей внетропической части суши северного полушария. Правда, в том, что касается положения отдельных участков его южной границы, исследователи еще не пришли к единому мнению, но в общих чертах ее все же можно считать установленной. Голарктическое царство охватывает довольно четко очерченную и флористически относительно единообразную территорию; она характеризуется наличием множества семейств и родов растений — либо встречающихся почти исключительно на этой территории, либо обнаруживающих на ней центры распространения. Естественно, речь идет о привычных и хорошо нам известных семействах или родах, например таких, как кленовые (Aceraceae), зонтичные, или сельдерейные (Umbelli-

<sup>1</sup> Понятие «растительность», несомненно, следует определить более четко, а именно как совокупность растительных сообществ, существующих на определенной территории.

<sup>2</sup> Нечеткость формулировки понятия «растительность» приводит здесь к частичному смешению его с другим, более широким понятием — «растительный покров».



ferae, или *Apiaceae*), крестоцветные, или капустные (*Cruciferae*, или *Brassicaceae*), гвоздичные (*Caryophyllaceae*), березовые (*Betulaceae*), буковые (*Fagaceae*), розовые (*Rosaceae*), первоцветные (*Primulaceae*), лютиковые (*Ranunculaceae*) и др. Богатый видами род осока (*Carex*) также в основном распространен здесь.

Столь обширное флористическое царство, как голарктическое, охватывает территории с разными климатическими условиями, что, разумеется, отражается на флористическом составе. Поэтому флористические области (а их в голарктическом царстве насчитывают 8—12, в зависимости от точки зрения того или иного исследователя) в основном соответствуют разным климатическим зонам и вместе с тем характеризуются специфическими растительными сообществами. Циркумарктическая флористическая область соответствует зоне тундр, циркубореальная — зоне хвойных лесов бореального типа, среднеевропейская — области летнезеленых смешанных лиственных лесов, макаронезийско-средиземноморская — области сообществ жестколистных (склерофильных) растений, понтийско-южносибирская — степям, а туранская — поясу полупустынь и пустынь голарктического царства. Примерно то же можно сказать и о других флористических областях этого царства, которые мы здесь не называем.

При подразделении флористических областей на провинции в первую очередь учитываются обстоятельства, связанные с историческим развитием флор, в частности последствия влияния ледникового периода.

**Палеотропическое царство.** По занимаемой площади это царство стоит на втором месте, но по числу видов оно богатейшее среди всех флористических

Флористические царства Земли



царств. Оно охватывает тропики и субтропики Старого Света, то есть большую часть Африки, Переднюю Азию, Индию, Юго-Восточную Азию и острова Тихого океана. Что же касается Новой Зеландии, то ее одни исследователи относят к палеотропическому царству, а другие — австралийскому или к антарктическому.

Из всех родов растений, живущих в тропиках, примерно 47% встречается в палеотропическом царстве, 40% — в неотропическом и только 13% свойственны обоим флористическим царствам; это так называемые пантропические роды. Пантропические же виды крайне немногочисленны. Имеется также много семейств, представители которых встречаются либо в одном, либо в другом флористическом царстве или по крайней мере обнаруживают в одном из них центры распространения. Назовем лишь некоторые из таких таксонов, поскольку большинство их едва ли известно неспециалистам. Преимущественно в палеотропическом царстве представлены непентесовые (*Nepenthaceae*), пандановые (*Pandanaceae*), мускатниковые (*Myristicaceae*), ластовневые (*Asclepiadaceae*), двукрылоплодниковые (*Dipterocarpaceae*), группа стеблевых суккулентов рода молочай (*Euphorbia*), многие тутовые (*Moraceae*), из них особенно род фикус (*Ficus*), роды из семейства лилейных (*Liliaceae*) — алоэ (*Aloë*), сансевьера (*Sansevieria*) и драконово дерево (*Dracaena*).

В соответствии с особенностями флор палеотропическое царство делят на индо-африканскую (западную) и малазийскую (восточную) части. Это подразделение обусловлено различиями в историческом развитии флор.

**Неотропическое царство** находится в Новом Свете и охватывает территорию, находящуюся к югу от линии Нижняя Калифорния — Флорида, иными словами, всю Центральную и почти всю Южную Америку. Для него наиболее характерны следующие семейства: *Bromeliaceae* (бромелиевые), *Cactaceae* (кактусовые), *Tropaeolaceae* (капуциновые, или настурциевые), *Cannaceae* (канновые), *Melastomataceae* и др. Из характерных родов можно назвать роды *Yucca*, *Agave*, *Fuchsia*. Неотропическое царство исключительно богато эндемиками.

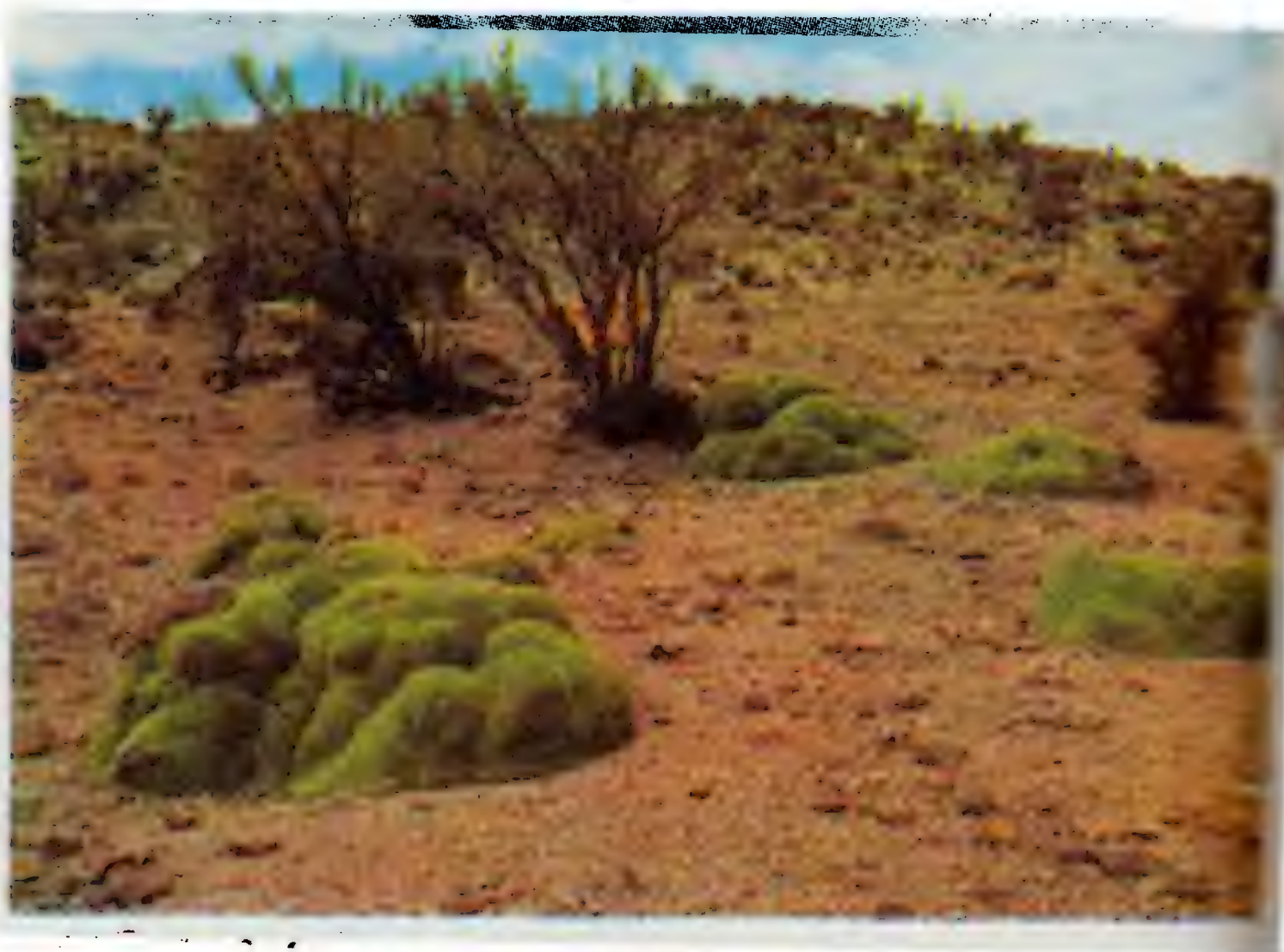
**Австралийское царство.** К этому царству относят Австралию и Тасманию. В результате очень давнего отделения от других континентов Австралия и Тасмания долгое время развивались самостоятельно. Это привело к тому, что австралийское царство оказалось самым своеобразным среди всех флористических царств и занимает особое положение. Из примерно 1000 обитающих там видов свыше



8600 эндемичны; эндемично и большинство родов. Наиболее характерными можно считать род *Eucalyptus*, включающий в себя около 500 видов, род *Melaleuca* из семейства протейных, содержащий 100 видов, замечательные травяные деревья рода *Xanthorrhoea*, родственного лилейным, семейство казуариновых (*Casuarinaceae*). Более половины видов очень крупного рода *Acacia* (содержащего 700—800 морфологически весьма разнообразных видов) также встречается только в австралийском флористическом царстве. Близкородственное вересковым семейство *Ericaceae*, насчитывающее 400 видов, как бы заменяет собой представителей семейства вересковых в австралийском царстве.

**Капское царство.** Хотя капское флористическое царство — самое небольшое по занимаемой территории (крайний юг Африканского континента), оно включает в себя более 6000 видов цветковых растений и характеризуется исключительным морфологическим разнообразием и обилием эндемичных таксонов. Капская флора поразительно отличается от африканской, входящей в состав палеотропического царства, но некоторые семейства (особенно протейные и рестиониевые, или канатчиковые) свидетельствуют о ее связи с австралийским и антарктическим флористическими царствами. Некоторые роды семейства протейных (*Proteaceae*) свойственны только этому царству, например *Protea*, *Leucadendron* и др. Некоторые же роды из других семейств представлены множеством встречающихся только здесь видов, например род *Mesembryanthemum* (листовые суккуленты) и другие роды семейства аизовых (*Aizoaceae*), род пеларгония (почти 250 видов) из семейства гераниевых (*Geraniaceae*), род *Clivia* из амариллисовых, роды *Haworthia* и *Gasteria* (листовые суккуленты) из лилейных. Многие из этих растений у нас часто разводят как комнатные декоративные. Кроме того, в капской флоре необыкновенно много представителей семейства вересковых (*Ericaceae*). Род *Erica* даже обнаруживает в капском флористическом царстве вторичный центр разнообразия: на этой небольшой территории встречается не менее 500—600 его видов.

**Антарктическое царство.** К антарктическому царству, кроме Антарктиды, где обитают лишь немногие виды растений, относятся острова Южного океана (Фолклендские, Кергелен и др.) и самая южная часть Южной Америки (Западная Патагония, Огненная Земля) с лежащей к югу от нее дугой островов. Многие исследователи относят к этому флористическому царству также Новую Зеландию или по крайней мере ее Южный остров. В состав



*Azorella yarita* — растение, характерное для антарктического флористического царства

разных семейств входят 13 специфических родов антарктического царства, например *Acaena* (из семейства розовых), образующая необыкновенно плотные подушки *Azorella* (из зонтичных), род *Gunnera* (из сланоягодниковых), некоторые виды которого имеют очень крупные листья, и южный бук — *Nothofagus* (из семейства буковых).

Если рассматривать положение и размеры шести перечисленных флористических царств, то сразу бросается в глаза, что к югу их территории оказываются все менее крупными и сильнее расчлененными. Вся внетропическая часть суши северного полушария занята одним-единственным флористическим царством — голарктическим, тогда как тропические и субтропические районы — двумя, а районы, лежащие еще южнее, — даже тремя царствами. В этом находит отражение история суши и связанная с ней история развития флор (см. стр. 60) — известно, что расхождение континентов началось на юге, а затем все сильнее проявлялось севернее. Вместе с тем общие для разных царств элементы флоры свидетельствуют о том, что мир растений одних флористических царств не был изолирован от растительного мира других.

## Климатические зоны и зоны растительности

При рассмотрении растительного покрова земного шара в целом можно видеть, что расположение основных, самых крупных растительных сообществ в первую очередь определяется климатом. Из всех



климатических факторов наибольшее влияние оказывают температура и осадки.

Разумеется, температурный режим тех или иных территорий зависит прежде всего от их географического положения. Как известно, от экватора к полюсам температуры постепенно понижаются; кроме того, сезонные различия температур также оказываются сильнее выраженными. Если бы поверхность Земли была единообразной (гомогенной), то на ней образовались бы строго параллельные пояса зон так называемого солярного климата; последние определялись бы только сферической формой земного шара и параметрами его орбиты. Но такое идеальное распределение температур нарушается находящимися на поверхности Земли участками суши и морями, их разной теплоемкостью, воздушными и морскими течениями. Последующие особенности температурных режимов отдельных территорий на континентах обусловлены их положением на той или иной высоте над уровнем моря.

Глобальное распределение осадков на Земле связано прежде всего с перемещениями воздушных масс, однако на него также сильно влияют взаимное

расположение морей и суши, размещение горных хребтов и т. п.

Так возник ряд климатических зон, на которых мы вкратце остановимся.

*Внутренняя тропическая*, или *экваториальная*, зона охватывает полосу суши, простирающуюся по обе стороны экватора примерно до  $10^\circ$  с. ш. и  $10^\circ$  ю. ш. Здесь повсюду на протяжении года выпадают обильные осадки, но обычно чуть севернее и южнее экватора обнаруживаются два их пика. Кроме того, для этой зоны характерны высокие температуры и крайне незначительные колебания среднемесячных температур (они даже слабее колебаний, наблюдающихся в течение суток).

К внутренней тропической зоне с севера и с юга примыкает *внешняя тропическая зона*, доходящая примерно до  $25^\circ$  с. ш. и  $25^\circ$  ю. ш. Здесь в течение года температуры также довольно высокие, однако период дождей, совпадающий с временем самого высокого положения солнца над горизонтом, сменяется относительно сухим периодом. В целом же общее количество осадков снижается к тропику Рака (северному) и тропику Козерога (южному).

Затем идет *зона пассатов*, или *субтропическая засушливая зона*. Она расположена в районах, прилегающих к северному и южному тропикам; осадков здесь очень мало, влажность воздуха минимальная. Преобладают восходящие потоки воздушных масс, поэтому небо почти всегда безоблачное и суточные колебания температур весьма значительны. Это — зона обширных пустынь.

Следующая зона — *зона этезиев*, где летом климат обуславливается влиянием смещающейся к полюсу субтропической засушливой зоны, а зимой — перемещением с запада областей низких атмосферных давлений<sup>1</sup>. Поэтому здесь резко контрастируют дождливая зима и сухое лето.

Для *зоны с умеренным климатом* характерны достаточно обильные осадки в течение всего года,

<sup>1</sup> Этезии — северные ветры в восточных районах Средиземноморья, преобладающие с апреля по октябрь. Климат этой зоны часто называют средиземноморским.

*Растительные формации Земли (по Schmidt); см. след. стр.*

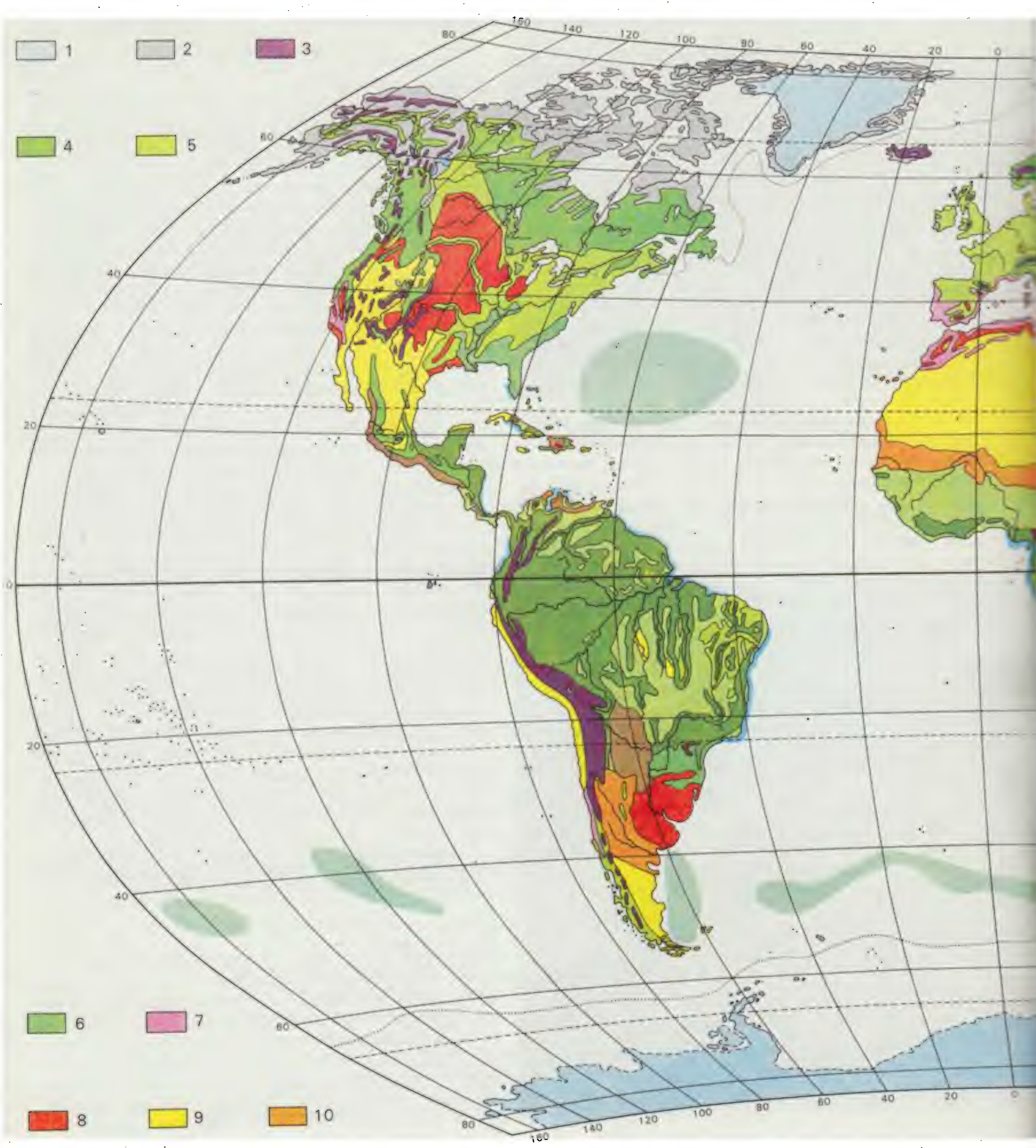
- 1 — полярная ледяная пустыня;
- 2 — тундра;
- 3 — альпийская и высокогорная растительность;
- 4 — бореальный хвойный лес;
- 5 — летнезеленый лиственный лес;
- 6 — субтропический влажный лес;
- 7 — сообщества жестколистных растений;
- 8 — степь;
- 9 — полупустыня и пустыня;
- 10 — сухая саванна;
- 11 — влажная саванна;
- 12 — тропический и субтропический сухой лес и колючий лес;
- 13 — тропический влажный (дождевой) лес;
- 14 — мангры;
- 15 — места скопления плавающих фукусовых водорослей.

*Растительное сообщество дюн — пример аazonальной растительности.*

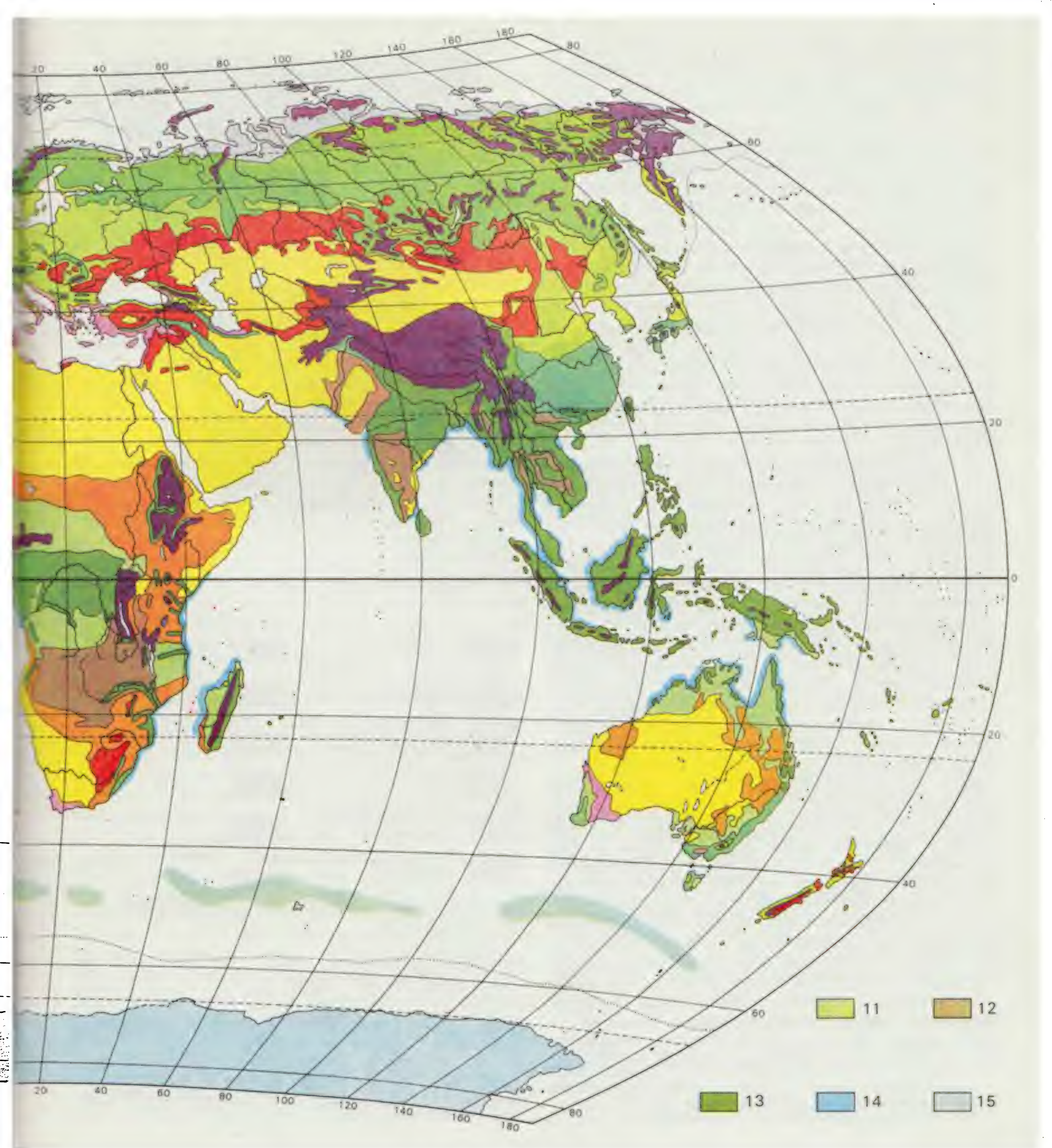
*Такие сообщества почти не зависят от зональных климатических условий.*













что связано с перемещениями областей низкого атмосферного давления. В зависимости от территориальной близости к океану здесь имеются районы с относительно теплыми, почти безморозными и районы с холодными, но не слишком продолжительными зимами. Эта климатическая зона, как и следующая, в южном полушарии выражена слабо.

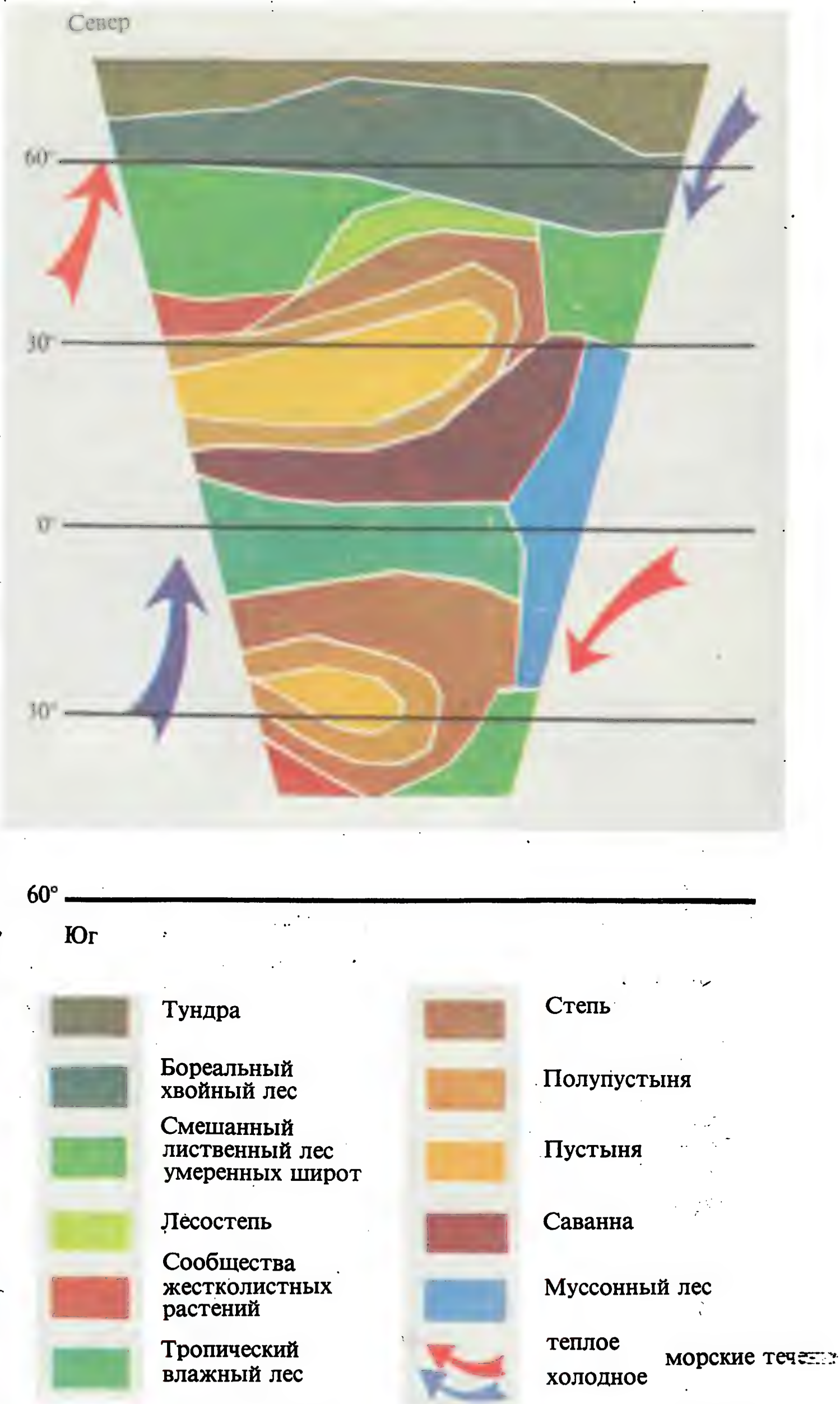
Следующие климатические зоны — это *зона аридного климата умеренных широт*, где осадков очень мало, влажность воздуха низкая, а климат континентальный, и *зона холодного климата умеренных широт* со сравнительно теплым летом и продолжительной, суровой зимой. Последняя климатическая зона охватывает очень большие территории, находящиеся на севере Евразии и Северной Америки, но не имеет аналога в южном полушарии.

Наконец, в области расположения вокруг полюса арктических масс холодного воздуха находится *арктическая*, или *полярная зона*. Для нее характерны скудные осадки, очень низкие температуры (даже летом), а также непрерывный день в летнее время.

Размеры территорий, занимаемых перечисленными зонами, весьма различны; это выявляется при сравнении площадей зон, находящихся в разных полушариях. Асимметрия климатических зон (та же картина обнаруживается и в зонах растительности) определяется неодинаковым расположением суши в обоих полушариях Земли и отчасти морскими течениями. Из-за того, что большая часть поверхности южного полушария покрыта водой, там преобладает океанический климат. Четко выраженного пояса пустынь здесь нет, и зоны умеренного климата тоже едва выявляются. Напротив, в северном полушарии, особенно на огромном Евразийском континенте, прибрежные районы с океаническим климатом очень резко контрастируют с центральными районами, где климат континентальный.

Если все крупные климатические зоны Земли рассматривать в связи с характером растительного покрова каждой из них, то обнаружатся также крупные, основные единицы растительности, при выявлении которых многие местные особенности существенной роли не играют. Для обозначения таких единиц при изучении растительности давно пользуются термином «формация». Под формацией понимают такие растительные сообщества, в которых господствуют определенные жизненные формы или формы роста или же совершенно определенные их сочетания<sup>1</sup>. Поэтому внешне они выглядят довольно единообразно и встречаются на тех территориях, где условия для их существования сходны. Для определения формации видовой состав

<sup>1</sup> Представители разных ботанических школ понимают термин «формация» по-разному.



Размещение зон растительности на поверхности идеального континента (по Schmidt).

растений значения не имеет. Поэтому понятие «формация» вполне пригодно и для проведения сравнений в глобальном масштабе, особенно для районов, флоры которых развивались совершенно независимо. Конечно, разные формации могут занимать территории с различной площадью: речь может идти как об очень обширных растительных сообществах (например, о влажном тропическом



лесе, степи, тундре и т. д.), так и о более мелких (таких, как кустарничковая пустошь, верховое болото и т. д.). Если для обозначения какого-либо крупного района использовать название только той формации, которая по занимаемой ею площади в этом районе господствует, то неизбежно относительно широкое понимание формаций; в этих случаях формации будут соответствовать климатически обусловленным зонам растительности.

Зоны растительности земного шара и характерные для них формации представлены на карте, помещенной на стр. 90—91. В соответствии с этой картой и следует понимать зоны растительности, перечисленные в оглавлении книги.

Как уже говорилось, границы зон растительности в целом совпадают с границами климатических зон. Правда, случаются отклонения, поскольку растительность зависит не только от климата, но и от почвы и других факторов. Так, например, на севере Евразии хвойный лес (тайга) вдоль рек нередко далеко заходит в зону тундр; в Восточной Европе хвойные леса могут глубоко внедряться в степную зону, где растут на песчаных почвах, и т. д. На карте мира такие небольшие отклонения обычно не указываются. Гораздо более существенными могут быть изменения, вызванные воздействием человека.

Чередование и расположение зон растительности земного шара, обусловленные климатическими факторами, можно проиллюстрировать схемой так называемого идеального континента, помещенной на стр. 92. Трапециевидные очертания такого континента призваны напоминать о неодинаковом распределении суши на разных широтах в северном и южном полушариях. К области экваториальных влажных тропических лесов с обеих сторон примыкают районы с относительно ясно выраженным сухим временем года, то есть районы летнезеленых влажных лесов, сухих листопадных лесов и саванн. На восточной стороне континента — отчасти под влиянием теплых морских течений — развиты так называемые муссонные леса. Близ северного и южного тропиков проходят пояса субтропических полупустынь и пустынь. Как следует из схемы, центральные участки пустынь находятся не только внутри континента, но и достигают его западной стороны, где в их формировании принимают участие холодные морские течения. Севернее (а в южном полушарии соответственно южнее) пустыни через полупустыни переходят в степи, распространение которых в разных полушариях весьма различно. Еще дальше от экватора, по мере увеличения количества осадков, растительный покров снова становится более пышным. Прежде всего на западной стороне идеального континента образуются области с богатыми сообществами жестколи-

стных (склерофильных) растений. Расположенная севернее зона летнезеленых лиственных лесов умеренных широт в центре континента прерывается. Но бореальные хвойные леса и тундры образуют сплошные пояса.

На схеме также ясно прослеживается широтное смещение зон растительности в северном полушарии; на западной стороне континента его вызывают теплые, а на восточной — холодные морские течения.

Эти крупные, обусловленные влиянием климата области с присущим им растительным покровом называют зонами, а также поясами растительности, хотя большинство из них не представляют поясов, зонально расположенных поперек континента.

Однако имеются и такие растительные сообщества, которые не связаны с зональным расположением, охарактеризованным выше; их распространение скорее зависит от определенных почвенных факторов. В этих случаях принято говорить об *азональной растительности*. Сюда следует отнести растительные сообщества дюн, засоленных местобитаний, водоемов и т. д. и в известном смысле высокогорную растительность. Подобные сообщества могут встречаться в разных зонах. И хотя они не вполне независимы от климатических условий зон, где они встречаются, все же климатические факторы больше влияют на детали дифференциации таких сообществ. Поскольку аazonальная растительность очень гетерогенна и при рассмотрении ее в глобальных масштабах (без учета растительного покрова высокогорий) занимает лишь небольшие территории, мы не станем останавливаться на ней подробнее.

Наконец, следует упомянуть и о том, что возможен другой подход к классификации растительности Земли: можно взять за основу растительные сообщества, о которых благодаря многочисленным исследованиям имеются более полные сведения. Если мы захотим сделать общий обзор растительных сообществ (фитоценозов)<sup>1</sup> всей Земли, то сможем выявить лишь самые крупные их таксономические единицы — классы, и в первую очередь группы классов<sup>2</sup>. Но в настоящее время мы не располагаем достаточными сведениями даже для общего отображения растительных сообществ на карте мира, поскольку многие районы земного шара фитоценологами не исследованы.

<sup>1</sup> Фитоценоз, или растительное сообщество, — совокупность растений, совместно существующих на относительно однородной территории и находящихся в сложных взаимоотношениях как между собой, так и с окружающей средой. Фитоценозы характеризуются определенным составом и определенной структурой.

<sup>2</sup> Советские фитоценологи используют другие таксономические единицы при классификации растительных сообществ.



# Зона влажных тропических лесов

Тот, кому доведется лететь из Лимы в Икитос, административный центр департамента Лорето на востоке Перу, пересечет на высоте свыше 6000 м белые вершины Сьерра-Бланка, оставив позади бурую прибрежную пустыню и покрытые редкими растениями западные склоны Анд вплоть до плоскогорья Пуны, и увидит, как перед ним внезапно откроется гигантское зеленое море — огромная область влажных (дождевых) тропических лесов бассейна Амазонки. Слово волны прибоя, вздымается темная зелень на восточные склоны Анд, образуя кайму горных влажных лесов, которую перуанцы поэтично называют *Ceja de la Montaña* — «Бровь горы».

Зеленый ковер простирается до горизонта; его разрывают лишь светло-коричневые ленты меандрирующих рек, стекающих с гор, и светло-зеленые старицы и пойменные озера, покрытые плавающими на поверхности воды растениями.

Лишь неподалеку от Икитоса, когда самолет уже снижается, однообразие этой несколько размытой картины исчезает и, как при получении резкого изображения объекта под микроскопом, становятся заметными отдельные гигантские деревья. Они поднимаются над пологом ниже расположенных ярусов леса, местами усыпанные желтыми цветками, местами украшенные «флажками» светлых молодых побегов. Можно разглядеть заросшее пальмами болото или участок, ранее распаханый, а теперь снова покрытый кустарниками. За считанные минуты перед наблюдателем предстает все многообразие самой богатой из всех форм растительного покрова земного шара, которая и теперь во всей своей первозданности покрывает большие пространства тропических регионов.

**Размеры и границы.** Распространение тропических влажных лесов в основном ограничено экваториальной климатической зоной, где они покрывают обширные территории — особенно в Южной Америке, Юго-Восточной Азии и Африке (см. карту на стр. 90—91).

Самая крупная из таких областей — низменность бассейна Амазонки и ее притоков, огромный район, который еще Александр Гумбольдт назвал гилеей («местностью, покрытой лесом») и который с тех

пор, как он был описан Марциусом, Шомбурком и Жоффруа Сент-Илером, считается своеобразным эталоном тропического влажного леса. С запада на восток он простирается на 3600 км, а с севера на юг — на 2800 км. На западе этот огромный регион достигает Кордильер, где на склонах Восточных Анд равнинные влажные леса переходят в горные влажные леса. На севере он доходит до Ориноко и побережий Венесуэлы и Гайаны, а на юге его граница тянется от верховьев притоков Амазонки на плато Мату-Гросу (Бразилия) на северо-восток, до Сан-Луиса.

Другой, не столь крупный район влажных тропических лесов находится на восточном побережье Бразилии; это полоса шириной примерно в 100 км, которая протянулась от Ресифи на севере до Флорианополиса на юге и прерывается только около Рио-де-Жанейро. К западу от Анд тропическим влажным лесом покрыты широкая полоса суши, идущая от Экватора через Колумбию и восточные районы Центральной Америки до восточной Мексики, а также частично Антильские острова.

Затем отметим большую лесную область в тропической Азии. Здесь влажный тропический лес простирается от Бирмы и Таиланда через Малайзию, Индонезию и Филиппины до северной Австралии. Меньшие области, занятые такими лесами, находятся на юго-западном побережье Индии, Шри Ланки, а также на юге Вьетнама.

В Африке сплошной регион влажных лесов протянулся по прибрежным территориям от Гвинеи до устья Конго; он охватывает почти весь бассейн этой реки, а более мелкие эксклавы встречаются на восточном побережье Мозамбика, на востоке Мадагаскара и на горных склонах Восточной Африки, например в юго-западной Эфиопии, Кении и Танзании (горные массивы Улугуру, Усамбара, вулканы Килиманджаро, Меру и др.).

**Климат.** Один ботаник как-то заметил, что если продолжительное время жить в тропическом влажном лесу, а затем оказаться в тех регионах земного шара, которым свойственны либо сильные колебания температур в течение года, либо резкие сезонные различия в обилии выпадающих осадков, то кажется, будто только в тропических районах с их



высокой постоянной влажностью возможно беспрепятственное развитие растительного покрова. И если иметь в виду почти необозримое множество видов и разнообразие форм растений, то можно подумать, что в других областях сформировались лишь специализировавшиеся растения, которые сумели приспособиться к сухости и холодам.

Такое мнение не лишено оснований. Необычайно ровные, слабо колеблющиеся на протяжении года температуры, а также обильные осадки, количество которых почти не меняется независимо от сезона, создают оптимальные условия для роста растений, иными словами, предпосылки для развития того буйного растительного покрова, который мы обнаруживаем в районах, покрытых влажным тропическим лесом.

Однако было бы заблуждением полагать, что климат в этих районах крайне жаркий. Абсолютные максимумы температуры находятся между 33 и 36°C, то есть едва превышают свойственные нашим широтам. Но особенно характерно, что здесь в течение всего года среднемесячные температуры остаются почти неизменными; во влажных тропических лесах, расположенных на низменностях, они меняются в пределах 24—28°C. В некоторых районах среднемесячные температуры практически постоянны или обнаруживают лишь минимальные колебания, например, в Богоре (Ява) их крайние значения таковы: 24,3°C в феврале и 25,3°C в октябре. Такое же сезонное единообразие температур обнаруживается и в районах горных влажных лесов. Правда, среднемесячные температуры там ниже — менее 20°C (см. климатодиаграмму Чибадака).

Почти то же можно сказать и об осадках. Для развития влажного тропического леса решающее значение имеет относительно равномерное распределение осадков в течение года (см. климатодиаграммы). Так, например, в некоторых областях Бразилии и в районе восточного побережья Африки влажные леса могут расти при среднегодовом количестве осадков, не превышающем 2000 мм, но при условии относительно равномерного их выпадения в течение всего года. Но это не типичный пример — осадков, как правило, выпадает больше 2000 мм в год, а в исключительных случаях их количество может достигать даже до 12 000 мм. Поэтому даже непродолжительные сухие периоды не в состоянии сколько-нибудь серьезно повлиять на растительный покров (правда, такие периоды не должны превышать трех месяцев).

Единообразие климатических условий проявляется и в неизменном чередовании дня и ночи. Вблизи экватора нет сезонных различий в продолжительности дня, там каждое утро солнце восходит около 6 ч и поднимается в сияющем голубом небе к зениту.

В первой половине дня появляются кучевые облака, и затем, обычно после полудня, разражается гроза, сопровождаемая сильным ливнем. Вскоре небо вновь проясняется, ярко сияет солнце, и температура повышается. Все это может еще раз повториться до захода солнца, которое примерно к 6 ч вечера быстро исчезает за горизонтом.

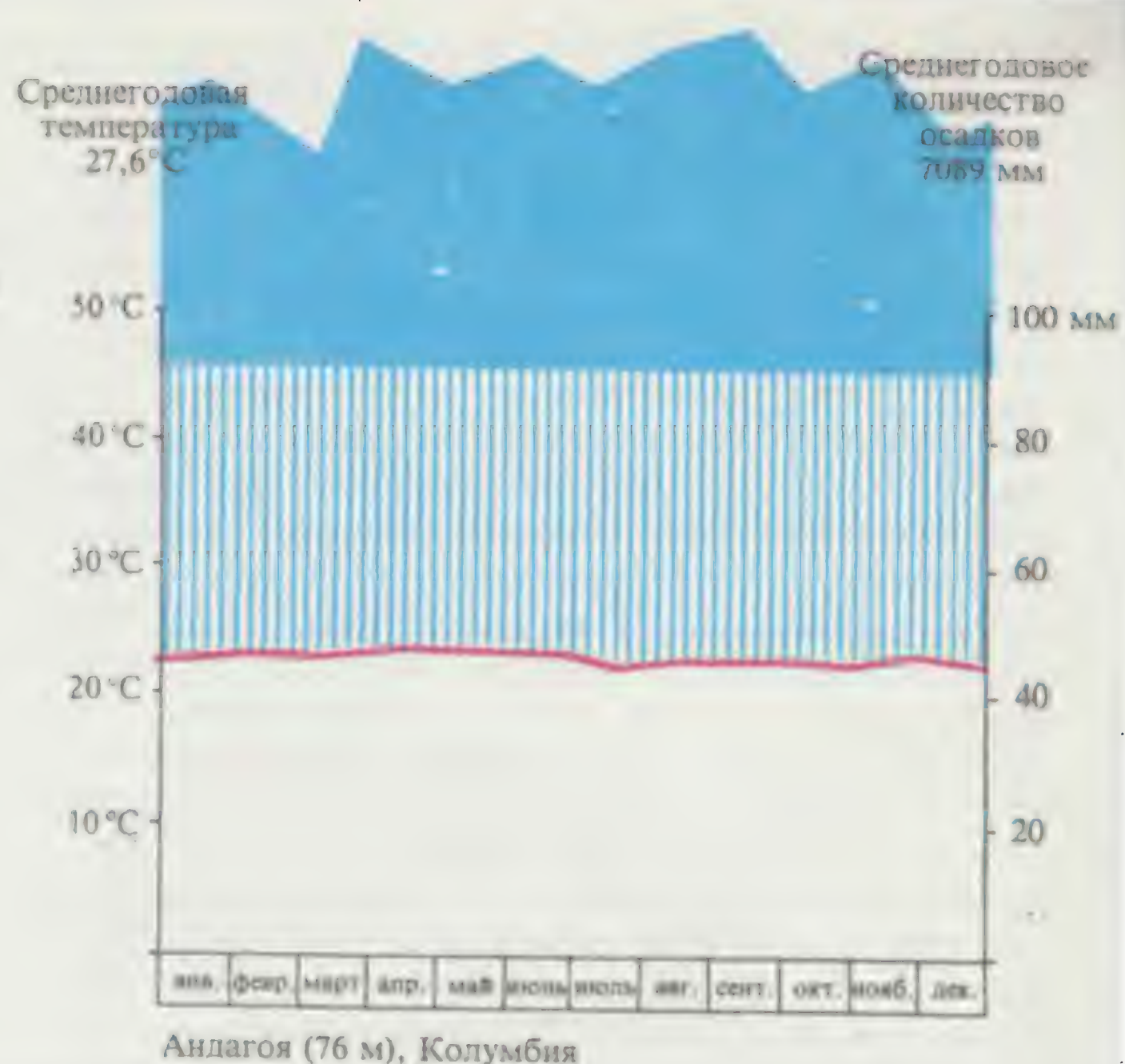
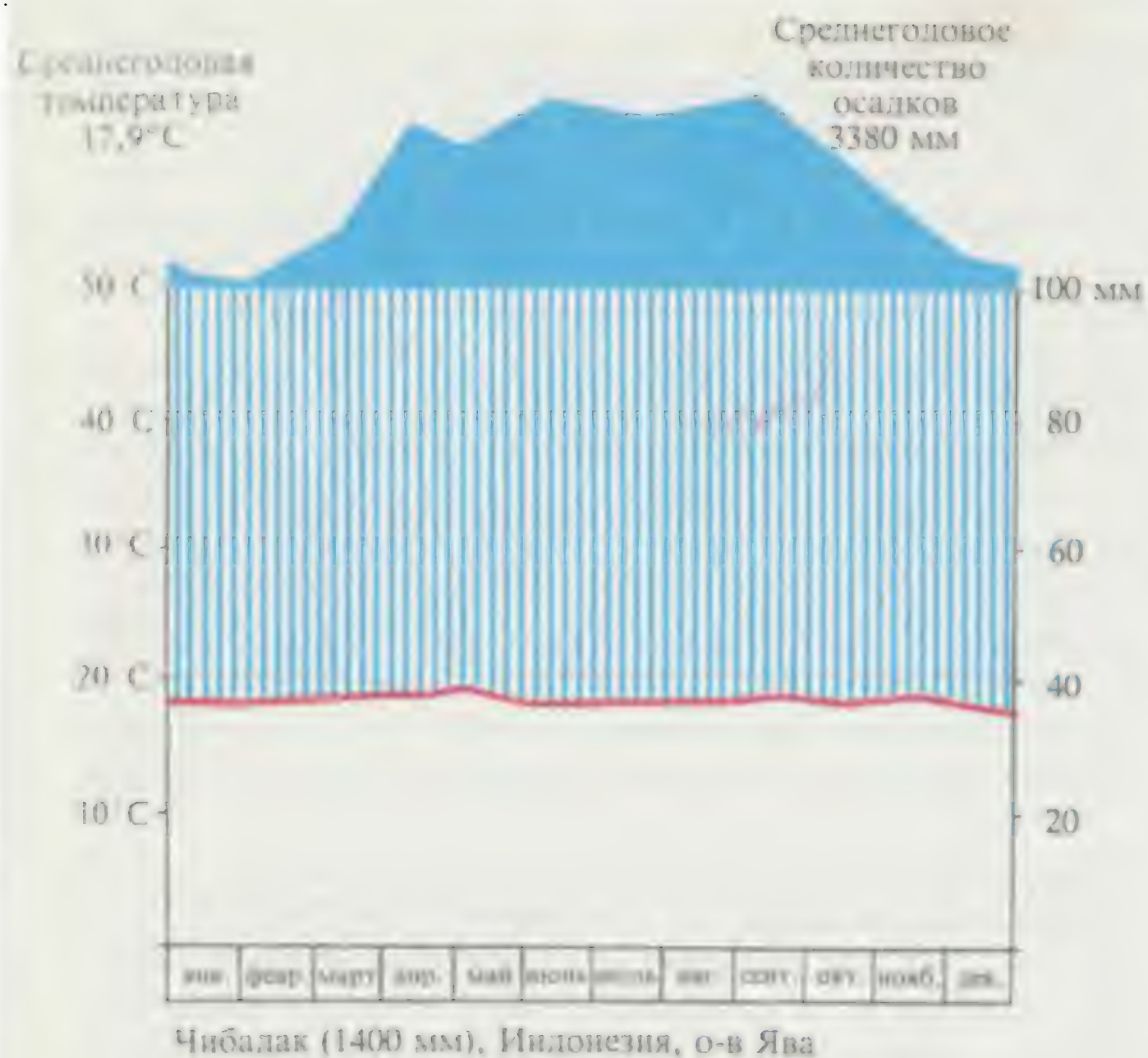
При таком «распорядке дня» могут возникать заметные колебания температуры и влажности воздуха. Колебания температуры, например, в течение суток могут достигать до 12°C. Обычно самая низкая температура бывает перед восходом солнца. К полудню она постепенно повышается, а затем снова падает, что объясняется охлаждением воздуха при выпадении осадков. Влажность воздуха ночью и ранним утром достигает 90—100%, к полудню может упасть до 40%, а в крайних случаях — даже до 25%.

В горном влажном лесу колебания температуры и влажность воздуха в течение суток не столь заметны, как в растущем на равнине. Поскольку облачность и влажность воздуха здесь, как правило, выше, колебания температуры оказываются гораздо меньшими.

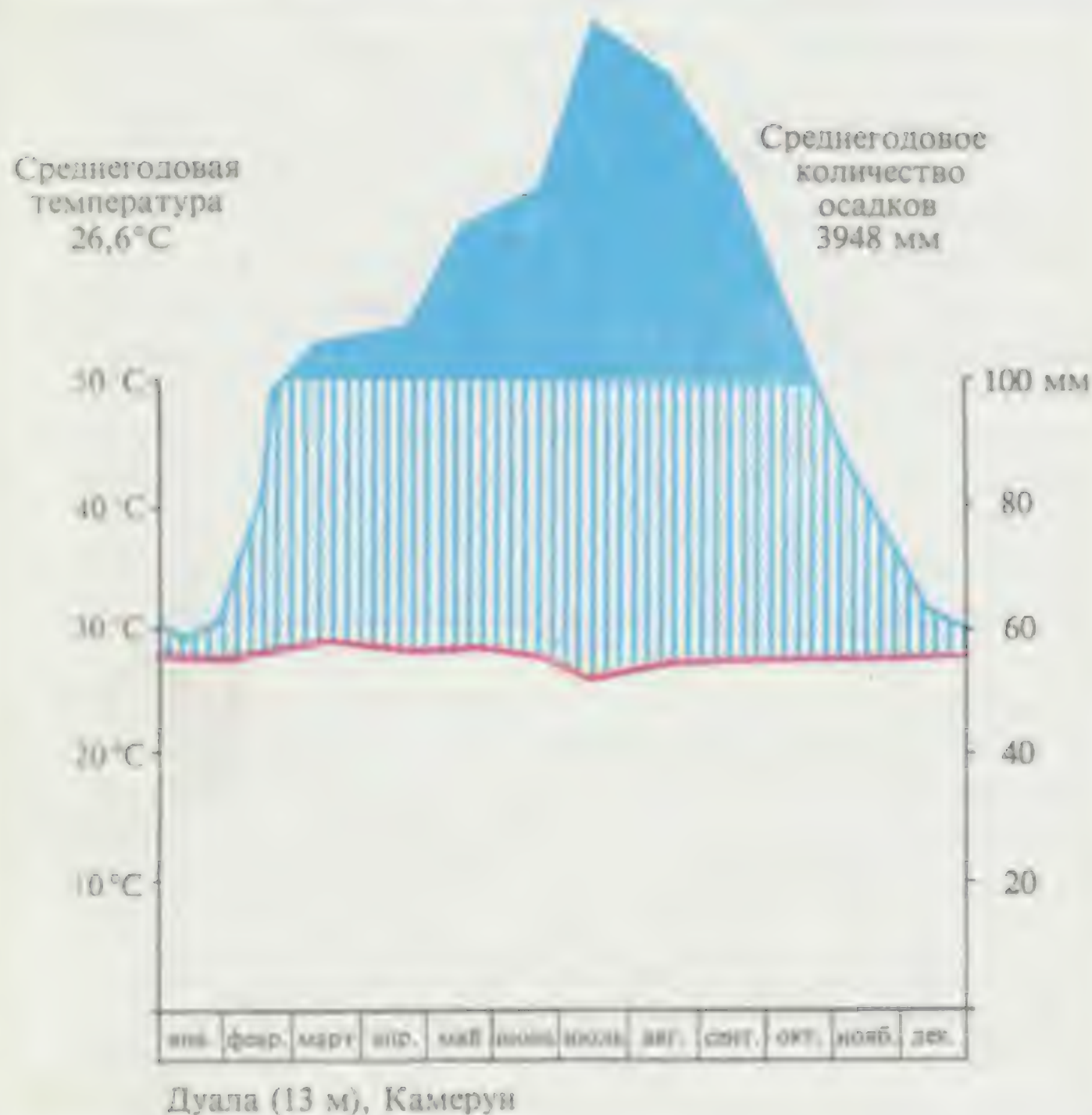
В самих влажных тропических лесах микроклимат значительно ровнее, чем макроклимат. Например, колебания температуры у поверхности почвы минимальны, а влажность воздуха почти постоянно составляет 90—100%. Если в течение нескольких дней нет дождя, практически ничто не меняется, так как охлаждение насыщенного водяными парами воздуха, происходящее по ночам, вызывает обильную росу в кронах деревьев. Сверху капли воды падают на растения нижних ярусов, поэтому здесь всегда влажно.

Освещенность в глубине леса относительно невелика, хотя неправильные и обычно не вполне сомкнувшиеся кроны высоких деревьев пропускают довольно много света к нижним ярусам. Многие растения влажного леса имеют листья с блестящей поверхностью, поэтому часть солнечного света попадает под кроны в виде отраженных лучей. Но до почвы все же доходит очень мало света. Обилие цепляющихся за деревья и живущих на их стволах и ветвях растений, а также низкорослого подлеска в большинстве случаев мешает проникновению солнечных лучей к поверхности почвы. Освещенность, которую там можно измерить, часто составляет всего 0,1—1% той, что наблюдается у вершин высоких деревьев. Но многие мхи и папоротники, плаунки (виды *Selaginella*) и даже цветковые растения, такие, как бегонии и некоторые представители семейств коммелиновых (*Commelinaceae*), имбирных (*Zingiberaceae*), марантовых (*Marantaceae*), мареновых (*Rubiaceae*) и бальзамино-





*Климатодиаграммы, характеризующие влажные тропические леса Восточной Азии, Центральной Африки и Южной Америки*



вых (Balsaminaceae), способны существовать и при таких условиях.

**Почвы.** О почвах, на которых растут влажные тропические леса (если не принимать во внимание почвы некоторых особых их местообитаний), следует говорить как об исключительно древних образованиях, возникновение которых часто восходит к третичному периоду. Отсюда такая высокая степень разрушенности исходных горных пород: мощность коры выветривания подчас достигает 20 м. Обильные осадки способствуют вымыванию оснований, а также кремнекислоты; в результате происходит относительное обогащение почвы полуторными окислами (железа, алюминия). Этот процесс, называемый ферраллитизацией или латеритизацией, типичен для большинства почв территорий, занятых тропическими влажными лесами. Он способствует образованию так называемых ферраллитных почв (или красноземов), для которых характерен кирпично-красный цвет, обусловленный обильным содержанием окислов железа (см. рисунок на стр. 120).

На первый взгляд поражает исключительная бедность этих почв питательными веществами. В них нет (или почти нет) кальция, азота, фосфора. Однако такое кажущееся несоответствие почв мощному развитию растительного покрова объясняется их исключительной древностью. За сотни веков питательные вещества из почвы перешли в растительный покров, который стал основным аккумуля-



тором питательных веществ экосистемы. Благодаря климатическим условиям, благоприятным для быстрой минерализации отмерших частей растений, питательные вещества сразу же поступают непосредственно к корневым системам. В этом круговороте они почти не теряются, ибо корни растений перехватывают все минерализованные остатки организмов.

Знание того факта, что основной запас питательных веществ находится непосредственно в растениях, важно для определения возможностей хозяйственного использования влажных тропических лесов. Так, тотальное сведение леса путем его сжигания приводит к быстрой минерализации, а затем и к вымыванию питательных веществ, которые в результате безвозвратно теряются (см. также стр. 111).

## Растительность влажного тропического леса

**Строение и структура.** Дать обобщенное описание структуры влажного тропического леса практически невозможно: это сложнейшее растительное сообщество обнаруживает такое разнообразие типов, что их не в состоянии отразить и самые подробные описания. Еще несколько десятилетий назад полагали, что влажный лес — это всегда непроходимые заросли деревьев, кустарников, наземных трав, лиан и эпифитов, поскольку в основном судили о нем по описаниям горных влажных лесов. Лишь сравнительно недавно стало известно, что в некоторых влажных тропических лесах из-за плотной сомкнутости крон высоких деревьев солнечный свет почти не доходит до почвы, поэтому подрост здесь скудный, и через такие леса можно пройти почти беспрепятственно.

Принято особо подчеркивать видовое разнообразие влажного тропического леса. Часто отмечают, что в нем едва ли найдешь два экземпляра деревьев одного и того же вида. Это — явное преувеличение, но вместе с тем отнюдь нередко на площади в 1 гектар можно встретить 50—100 видов деревьев.

Но имеются и относительно бедные видами, «монотонные» влажные леса. К ним относятся, например, особые леса, состоящие в основном из деревьев семейства двукрылоплодных (*Dipterocarpaceae*), растущие в очень богатых осадками областях Индонезии. Их существование свидетельствует о том, что в этих областях стадия оптимального развития влажных тропических лесов уже пройдена. Крайнее обилие осадков затрудняет аэрацию почвы, в результате произошел отбор растений, приспособившихся к обитанию в таких местах. Сходные условия существования можно

встретить также в некоторых сырых районах Южной Америки и бассейна Конго.

Господствующий компонент влажного тропического леса — деревья разного внешнего вида и разной высоты; они составляют около 70% всех встречающихся здесь видов высших растений. Различают три яруса деревьев — верхний, средний и нижний, которые, правда, редко выражены четко. Верхний ярус представлен отдельными гигантскими деревьями; их высота, как правило, достигает 50—60 м, а кроны развиваются над кронами деревьев ниже расположенных ярусов. Кроны таких деревьев не смыкаются, во многих случаях эти деревья рассеяны в виде отдельных экземпляров, кажущихся переростками. Напротив, кроны деревьев среднего яруса, имеющих высоту 20—30 м, обычно образуют сомкнутый полог. Из-за взаимовлияния соседних деревьев их кроны бывают не столь широкими, как у деревьев верхнего яруса. Степень развития нижнего древесного яруса зависит от освещенности. Его составляют деревья, достигающие в среднем примерно 10-метровой высоты. Встречающимся в разных ярусах леса лианам и эпифитам будет посвящен особый раздел книги (стр. 100—101).

Часто имеются также ярус кустарников и один-два яруса травянистых растений, их составляют представители видов, способных развиваться при минимальной освещенности. Поскольку влажность окружающего воздуха постоянно высока, устьица этих растений остаются открытыми в течение всего дня и растениям не грозит увядание. Таким образом, они постоянно ассимилируют.

По интенсивности и характеру роста деревья влажного тропического леса можно разделить на три группы. Первую составляют виды, представители которых быстро растут, но недолго живут; они первыми развиваются там, где в лесу либо естественным путем, либо в результате деятельности человека образуются осветленные участки. Эти светолюбивые растения прекращают свой рост примерно лет через 20 и уступают место другим видам. К числу таких растений относятся, например, южноамериканское бальзовое дерево (*Ochroma lagopus*) и многочисленные мирмекофильные виды цекропии (*Cecropia*), африканский вид *Musanga cecropioides* и произрастающие в тропической Азии представители семейства молочайных, относящиеся к роду *Macaranga*.

Вторая группа охватывает виды, представители которых на ранних стадиях развития также растут быстро, но их рост в высоту продолжается дольше, и по его окончании они способны жить еще очень долго, вероятно, не одно столетие. Это наиболее характерные деревья верхнего яруса, кроны которых





Профили тропических влажных лесов: на низменности (слева) и в горах (справа)

обычно не затенены. В их число входят многие хозяйственно важные деревья, древесину которых принято называть «красным деревом», например виды, относящиеся к родам *Swietenia* (тропическая Америка), *Khaya* и *Entandrophragma* (тропическая Африка).

Наконец, третья группа включает в себя представителей теневыносливых видов, растущих медленно и долгоживущих. Их древесина обычно очень тяжелая и твердая, обрабатывать ее трудно, и поэтому она не находит столь широкого применения, как древесина деревьев второй группы. Тем не менее к третьей группе относятся виды, дающие благородную древесину, в частности *Tieghemella heckelii* или *Aucoumea klainiana*, древесина которого используется в качестве заменителя красного дерева.

Для большинства деревьев характерны прямые, колоннообразные стволы, которые часто, не ветвясь, поднимаются более чем на 30-метровую высоту. Только там у отдельно стоящих гигантских деревьев развивается раскидистая крона, тогда как в нижних ярусах, как уже упоминалось, деревья из-за тесного их расположения образуют лишь узкие кроны.

У некоторых видов деревьев около оснований стволов образуются досковидные корни (см. рисунок), порой достигающие высоты до 8 м. Они придают деревьям большую устойчивость, поскольку корневые системы, развивающиеся неглубоко, не обеспечивают достаточно прочного закрепления этих огромных растений. Образование досковидных корней обусловлено генетически. У представителей одних семейств, например у *Moraceae* (тутовых), *Mimosaceae* (мимозовых), *Sterculiaceae*, *Bombacaceae*, *Meliaceae*, *Bignoniaceae*, *Combretaceae*, они встречаются довольно часто, а у других, например *Sapindaceae*, *Aporosynaceae*, *Sapotaceae*, их вовсе нет.

Деревья с досковидными корнями чаще всего растут на сырых почвах. Возможно, развитие досковидных корней связано с характерной для таких почв плохой аэрацией, препятствующей вторичному приросту древесины на внутренних сторонах боковых корней (она образуется только с наружных их сторон). Во всяком случае, у деревьев, растущих на пропускающих влагу и хорошо аэрированных почвах горных дождевых тропических лесов, досковидных корней нет.

Для деревьев других видов характерны ходульные корни; они образуются выше основания ствола как придаточные и особенно часто встречаются у де-



ревьев нижнего яруса, также растущих преимущественно в сырых местообитаниях.

Различия в микроклимате, свойственные разным ярусам влажного тропического леса, отражаются и на строении листьев. В то время как деревья верхних ярусов обычно имеют эллиптические или ланцетные в очертаниях, гладкие и плотные кожистые листья типа листьев лавра (см. рисунок на стр. 112), способные переносить в течение суток чередование сухих и влажных периодов времени, листья деревьев нижнего яруса обнаруживают признаки, свидетельствующие об интенсивной транспирации и быстром удалении влаги с их поверхности. Они обычно более крупные; их пластинки имеют особые заострения, на которых собирается вода, а затем падает с них каплями, поэтому на поверхности листа нет водной пленки, которая препятствовала бы транспирации.

На смену листвы у деревьев влажных тропических лесов не влияют внешние факторы, в частности засуха или холод, хотя и здесь можно заменить известную периодичность, варьирующую у разных видов. Кроме того, проявляется некоторая самостоятельность отдельных побегов или ветвей, поэтому безлистным бывает не все дерево сразу, а лишь часть его.

Особенности климата влажного тропического леса сказываются также на развитии листвы. Поскольку здесь нет необходимости защищать точки роста от холода или засухи, как в областях с умеренным климатом, почки выражены сравнительно слабо и не окружены почечными чешуями. При развитии новых побегов у многих деревьев влажного тропического леса наблюдается «понижа-



«Понижение» молодых листьев у шоколадного дерева (*Theobroma cacao*)

ние» листьев, что вызвано исключительно быстрым увеличением их поверхности. Из-за того что механические ткани не формируются столь же быстро, молодые черешки сначала, словно подвявшие, свисают вниз, листва как бы поникает. Образование зеленого пигмента — хлорофилла — при этом также может замедляться, и молодые листья оказываются беловатыми или — что обусловлено содержанием пигмента антоциана — красноватыми (см. рисунок вверху).

Следующая особенность некоторых деревьев влажных тропических лесов — каулифлория, то есть образование цветков на стволах и безлистных участках ветвей. Поскольку это явление наблюдается прежде всего у деревьев нижнего яруса леса, ученые трактуют его как приспособление к нередко встречающемуся в этих местообитаниях опылению с помощью летучих мышей (хироптерофилия): животным-опылителям — летучим мышам и летучим собакам — при полете к дереву удобнее ухватываться за цветки.

Существенную роль в переносе пыльцы с цветка на цветок играют и птицы (это явление носит название «орнитофилия»). Орнитофильные растения заметны благодаря яркой окраске их цветков (красной, оранжевой, желтой), тогда как у хиропте-

Досковидные корни одного из деревьев влажного тропического леса





рофильных растений цветки обычно невзрачные, зеленоватые или коричневатые.

Четкого различия между ярусами кустарников и трав, как это, например, характерно для лесов наших широт, во влажных тропических лесах практически не существует. Можно лишь отметить верхний ярус, в состав которого наряду с высокими крупнолистными представителями семейств банановых, марантовых, имбирных и ароидных входят кустарники и молодой подрост деревьев, а также нижний ярус, представленный низкорослыми, крайне теневыносливыми травами. По числу видов травянистые растения во влажном тропическом лесу уступают деревьям; но встречаются и такие равнинные влажные леса, не испытывавшие воздействия человека, в которых вообще развит только один бедный видами ярус трав.

Обращает на себя внимание пока не нашедший объяснения факт пестролистности, а также наличия металлически-блестящих или матово-бархатистых участков поверхности у листьев растений, обитающих в припочвенном ярусе трав влажного тропического леса. Очевидно, эти явления в какой-то степени связаны с оптимальным использованием того минимума солнечного света, который доходит до таких местообитаний. Многие «пестролистные» растения нижнего яруса трав влажного тропического леса стали излюбленными комнатными декоративными растениями, например виды родов *Zebrina*, *Tradescantia*, *Setcreasea*, *Maranta*, *Calathea*, *Coleus*, *Fittonia*, *Sanchezia*, *Begonia*, *Pilea* и др. (рисунок на стр. 101). В глубокой тени доминируют разные папоротники, плаунки (*Selaginella*) и мхи; число их видов здесь особенно велико. Так, большинство видов плаунков (а их около 700) встречаются во влажных тропических лесах.

Напротив, гетеротрофные (то есть питающиеся готовыми органическими веществами) высшие растения встречаются здесь относительно редко. Правда, один из самых примечательных представителей растительного мира принадлежит именно к этой группе растений; речь идет о раффлезии (*Rafflesia arnoldii*) — растении с гигантскими, до метра в диаметре, цветками (рисунок на стр. 102). Это — растение-паразит, вегетативные части тела которого редуцированы до состоящих из клеток нитей, похожих на гифы (грибницу) грибов. *Rafflesia arnoldii* вместе с другими 11 видами рода *Rafflesia*, имеющими менее крупные цветки, встречается в Индо-Малайской области, где паразитирует на лианах из рода *Cissus*, относящегося к семейству виноградовых.

Примечательны также живущие на почве влажных тропических лесов сапрофитные (то есть использующие разлагающиеся органические вещества) грибы

семейств *Clathraceae* и *Phallaceae*. Они имеют своеобразные плодовые тела — «грибы-цветки» (см. рисунок на стр. 102).

**Лианы.** Если плыть через тропический влажный лес по реке, бросается в глаза обилие лиан (взбирающихся по деревьям растений с одревесневающими стеблями) — они, точно плотным занавесом, покрывают растущие по берегам деревья. Лианы — один из самых удивительных компонентов растительного покрова тропических районов: свыше 90% всех их видов встречается только в тропиках. Большинство растет во влажных лесах, хотя для своего развития они требуют хорошего освещения. Вот почему не везде они встречаются с одинаковой частотой. Прежде всего их можно видеть по лесным опушкам, на естественно образовавшихся осветленных участках леса и — по крайней мере иногда — в проницаемых для солнечных лучей ярусах древесных растений (см. рисунок на стр. 106). Особенно обильны они на плантациях, заложенных в области влажных тропических лесов, и во вторичных лесах, появляющихся на вырубках. В равнинных же влажных лесах, не испытывавших на себе влияния человека, где густые, хорошо развившиеся кроны деревьев плотно сомкнуты, лианы встречаются сравнительно редко.

По способу закрепления на растениях, служащих им опорой, лианы можно подразделить на разные группы. Например, опирающиеся лианы могут удерживаться на других растениях с помощью опорных (цепляющихся) побегов или листьев, шипов, колючек или особых выростов типа крючков. Типичными примерами таких растений могут служить пальмы-ротанги рода *Calamus*, 340 видов которого распространены в тропиках Азии и Америки (см. рисунок на стр. 103).

Закрепляющиеся корнями лианы удерживаются на опоре с помощью множества мелких придаточных корешков или охватывают ее более длинными и толстыми корнями. Таковы многие теневыносливые лианы из семейства ароидных, например виды родов *Philodendron*, *Monstera*, *Raphidophora*, *Syngonium*, *Pothos*, *Scindapsus*, а также ваниль (*Vanilla*) — род из семейства орхидных.

Вьющиеся лианы охватывают опору сильно разрастающимися в длину междоузлиями. Обычно в результате последующего утолщения и одревеснения такие побеги закрепляются плотно. К группе вьющихся относится большинство тропических лиан, например представители богатых видами и распространенных по всем тропикам семейства мимозовых и родственного ему семейства цезальпиниевых, в частности энтада лазящая (*Entada scandens*); бобы последней достигают 2 м в длину (см. рисунок



на стр. 104). К этой же группе принадлежат так называемая обезьянья лестница, или баугиния сассопарелевидная (*Bauhinia smilacina*), образующая толстые одревесневающие побеги, а также лианы с причудливыми цветками (виды кирказона, *Aristolochia*; семейство кирказоновых) (см. рисунок на стр. 103).

Наконец, прикрепляющиеся усиками лианы образуют одревесневающие усики — ими они цепляются за растения, служащие им опорой. К их числу относятся представители распространенного по всем тропикам рода *Cissus* из семейства виноградовых, разные виды бобовых, в частности *Physostigma venenosum* (см. рисунок), а также виды страстоцветов (*Passiflora*; семейство страстоцветных).

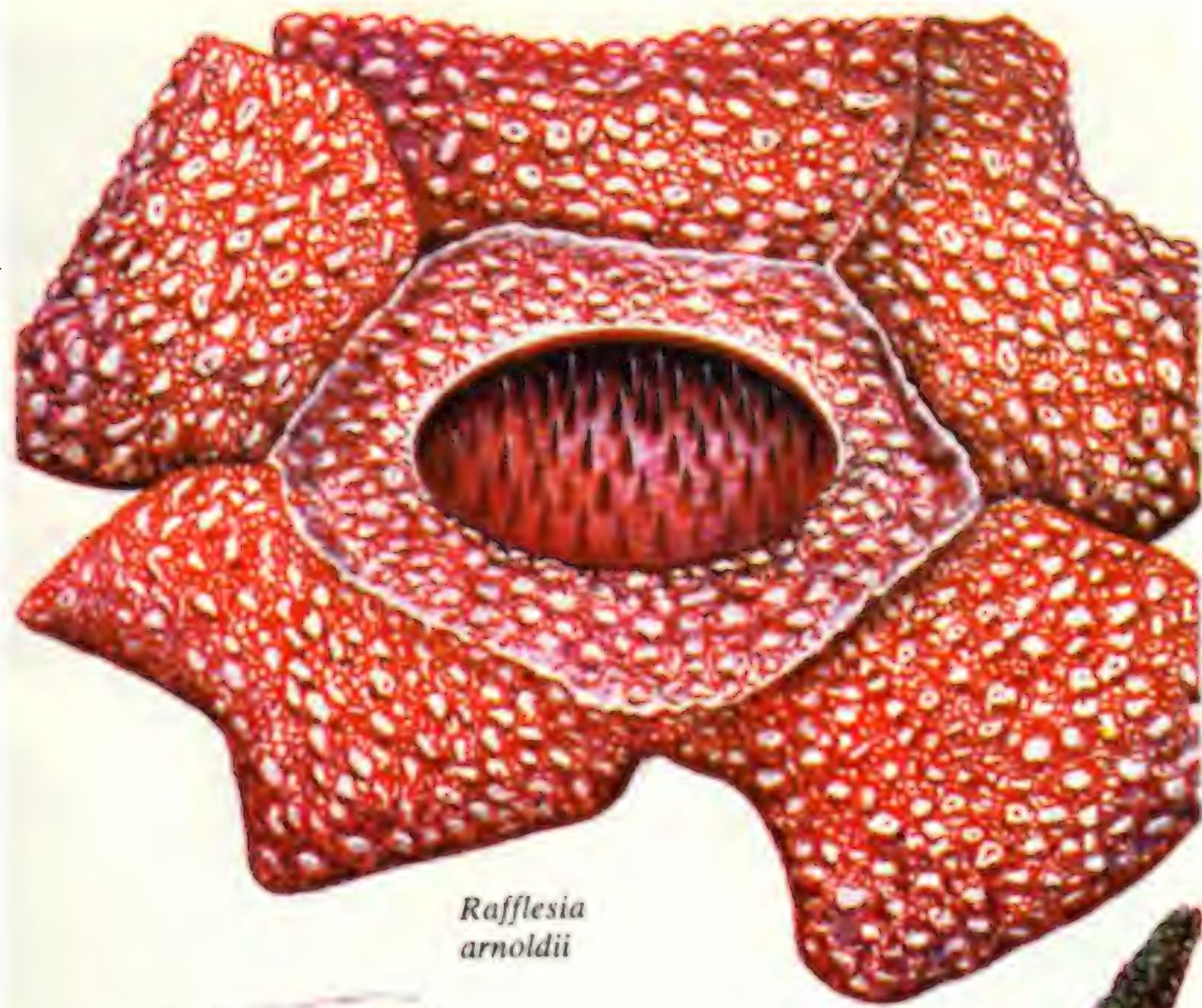
**Эпифиты.** Чрезвычайно интересны приспособления к условиям существования во влажных тропических лесах у так называемых эпифитов — растений, живущих на деревьях. Число их видов очень велико. Они обильно покрывают стволы и ветви деревьев, благодаря чему оказываются достаточно хорошо освещенными. Развиваясь высоко на деревьях, они теряют возможность получать влагу из почвы, поэтому снабжение водой становится для них жизненно важным фактором. Не удивительно, что особенно много видов эпифитов там, где осадки обильны, а воздух влажен, но для оптимального их развития решающее значение имеет не абсолютное количество выпадающей влаги, а число дождливых и туманных дней. Неодинаковый микроклимат верхнего и нижнего древесного ярусов оказывается также причиной того, что обитающие там сообщества растений-эпифитов очень сильно различаются видовым составом. В наружных частях крон доминируют светлюбивые эпифиты, тогда как теневыносливые господствуют внутри, в постоянно влажных местообитаниях. Светлюбивые эпифиты хорошо приспособлены к смене сухих и влажных периодов времени, происходящей в течение суток. Как показывают приведенные далее примеры, для этого они используют разные возможности (рисунок на стр. 105).

У орхидных, представленных огромным числом видов (а большинство из 20 000—25 000 видов орхидей — это эпифиты), органами, запасавшими воду и питательные вещества, служат утолщенные участки побегов (так называемые бульбы), листовые пластинки или корни. Такому образу жизни способствует также образование воздушных корней, кото-

*Растения влажного тропического леса, развивающиеся в припочвенном ярусе*







*Rafflesia arnoldii*



*Clathrus chrysomycelinus*



*Laternea columnata*

*Mutinus bambusinus*



*Schleierdame*  
*Dictyophora indusiata*

рые снаружи покрыты слоями клеток, быстро поглощающих воду (velamen).

Семейство бромелиевых, или ананасовых (Bromeliaceae), представители которого распространены, за одним исключением, в Северной и Южной Америке, состоит почти только из эпифитов, чьи розетки листьев, похожие на воронки, служат водосборными резервуарами; из них вода и растворенные в ней питательные вещества могут всасываться чешуйками, находящимися у оснований листьев. Корни же служат только как органы, прикрепляющие растения.

Даже кактусы (например, виды родов *Epiphyllum*, *Rhipsalis*, *Hylocereus* и *Deamia*) в горных влажных тропических лесах растут как эпифиты. За исключением немногих видов рода *Rhipsalis*, встречающихся также в Африке, на Мадагаскаре и в Шри Ланке, все они растут только в Америке.

Некоторые папоротники, например, папоротник-птичье гнездо, или асплениум гнездовой (*Asplenium nidus*), и папоротник-оленьи рога, или платициериум оленерогий (*Platynerium*), благодаря тому что у первого листья образуют воронкообразную розетку, а у второго имеются специальные листья, прилегающие к стволу дерева-опоры, подобно накладным карманам (рисунок на стр. 105), даже способны создавать похожий на почву, постоянно влажный субстрат, в который вырастают их корни.

Эпифиты, развивающиеся в затененных местобитаниях, представлены прежде всего так называемыми гигроморфными папоротниками и мхами, которые приспособились к существованию во влажной атмосфере. Наиболее характерные компоненты таких сообществ эпифитных растений, особенно ярко выраженных в горных влажных лесах, — это гименофилловые, или тонколистниковые, папоротники (Hymenophyllaceae), например, представители родов *Hymenophyllum* и *Trichomanes*. Что же касается лишайников, то они из-за медленного роста не играют столь большой роли. Из цветковых растений в этих сообществах встречаются виды родов *Peperomia* и *Begonia*.

Даже листья, и прежде всего листья деревьев нижних ярусов влажного тропического леса, где постоянно высока влажность воздуха, могут быть заселены разными низшими растениями. Это явление называют эпифиллией. Поселяются на листьях преимущественно лишайники, печеночные мхи и водоросли, образующие характерные сообщества.

Своеобразную промежуточную ступень между эпифитами и лианами представляют собой гемизпи-

*Паразиты и сапрофиты влажного тропического леса*



фиты. Они либо растут сначала как эпифиты на ветвях деревьев, а по мере образования воздушных корней, доходящих до почвы, становятся самостоятельно укрепляющимися в почве растениями, либо на ранних стадиях развиваются как лианы, но затем теряют связь с почвой и таким образом превращаются в эпифиты. К первой группе относятся так называемые деревья-душители; их воздушные корни, словно сетью, охватывают ствол дерева-опоры и, разрастаясь, настолько препятствуют его утолщению, что дерево в конце концов отмирает. А совокупность воздушных корней становится после этого как бы системой «стволов» самостоятельного дерева, на ранних стадиях развития бывшего эпифитом. Наиболее характерными примерами деревьев-душителей могут служить в Азии виды рода *Ficus* (семейство тутовых), а в Америке — представители рода *Clusia* (семейство зверобойных). Ко второй группе относятся виды семейства ароидных.

Вечнозеленые влажные тропические леса низменностей. Хотя флористический состав влажных тропических лесов в разных районах земного шара весьма различен, и три основные области таких лесов обнаруживают в этом отношении лишь незначительное сходство, все же в характере их растительного покрова повсюду можно выявить аналогичные модификации основного типа.

Прототипом влажного тропического леса считают вечнозеленый влажный тропический лес незатопляемых низменностей, не бывающих продолжительное время сырыми. Это, так сказать, нормальный тип леса, о структуре и особенностях которого мы уже говорили. Лесные сообщества речных пойм и затопляемых низин, а также болот отличаются от него обычно менее богатым видовым составом и присутствием растений, которые приспособились к существованию в таких местообитаниях.

Пойменные влажные тропические леса встречаются в непосредственной близости к рекам на регулярно затопляемых территориях. Они развиваются в местообитаниях, образовавшихся в результате ежегодного отложения богатых питательными веществами речных наносов — принесенных рекой взвешенных в воде и затем осевших мельчайших частиц. Эту мутную воду так называемые «беловодные» реки приносят преимущественно из безлесных райо-



Лианы влажного тропического леса

Монстера  
*Monstera deliciosa*

Пальма-ротанг  
*Calamus niger*





*Лианы на опушке горного дождевого тропического леса*

*Спирально закрученные стебли энтады лазящей (*Entada scandens*) — лианы влажного тропического леса*



*Проточное пойменное озеро с сообществами водных растений и затопляемый лес в бассейне Амазонки.*

*На переднем плане — плодоносящее каласовое дерево (*Crescentia cujete*).*

нов своих бассейнов<sup>1</sup>. Оптимальное содержание питательных веществ в почве и относительная обеспеченность проточной воды кислородом обуславливают высокую продуктивность растительных сообществ, развивающихся в таких местообитаниях. Пойменные тропические леса труднодоступны для освоения их человеком, поэтому они и поныне в основном сохранили свою первозданность.

Продвигаясь от самого берега реки поперек поймы до ее края, можно выявить характерную последовательность растительных сообществ, обусловленную постепенным понижением уровня поверхности почвы от высоких прирусловых валов к краю поймы. На редко затапливаемых прирусловых валах растет богатый лианами прирусловый лес, далее от реки переходящий в настоящий заливаемый

<sup>1</sup> Реки, авторами этой книги называемые «беловодными», в Бразилии принято называть белыми (rios blancos), а «черноводными» — черными (rios negros). Белые реки несут мутную воду, богатую взвешенными частицами, но цвет воды в них может быть не только белым, но и серым, желтым и т. д. Вообще для рек бассейна Амазонки характерно удивительное разнообразие окраски вод. Черные реки обычно глубокие; в них воды прозрачные — они кажутся темными только потому, что в них нет взвешенных частиц, отражающих свет. Растворенные в воде гумусовые вещества лишь усиливают этот эффект и, по-видимому, влияют на оттенок окраски.



лес. У дальнего от берега края поймы встречаются озера, окруженные тростниковыми или травяными болотами.

**Болотистый дождевой лес.** В местообитаниях, почвы которых почти постоянно покрыты стоячей или медленно текущей водой, растут болотистые тропические дождевые леса. Их можно обнаружить преимущественно около так называемых «черноводных» рек, истоки которых находятся в облесенных районах. Поэтому их воды не несут взвешенных частиц и имеют окраску от оливковой до черно-коричневой из-за содержания в них гумусовых веществ. Самая известная «черноводная» река — Риу Негру, один из важнейших притоков Амазонки; она собирает воду с огромной территории, имеющей подзолистые почвы.

В отличие от пойменного влажного тропического леса болотистый лес, как правило, покрывает всю долину реки. Здесь происходит не отложение наносов, а, напротив, лишь равномерное вымывание, поэтому поверхность долины такой реки ровная.

Из-за необеспеченности местообитаний питательными веществами болотистые дождевые леса не столь пышны, как пойменные, а из-за недостатка воздуха в почве здесь часто встречаются растения с воздушными и ходульными корнями. По этой же причине разложение органических веществ происходит медленно, что способствует образованию мощных торфоподобных слоев, чаще всего состоящих из более или менее разложившейся древесины.

**Полувечнозеленые влажные леса низменностей.** Для некоторых областей дождевых тропических лесов характерны короткие засушливые периоды, вызывающие смену листвы у деревьев верхнего яруса леса. При этом нижние древесные ярусы остаются вечнозелеными. Такая переходная ступень к облиственным в период дождей сухим лесам (см. стр. 120) получила название «полувечнозеленые, или полулистопадные, влажные леса низменностей». В засушливые периоды здесь может происходить передвижение влаги в почве снизу вверх, поэтому такие леса получают достаточно питательных веществ и оказываются весьма продуктивными.

**Горные тропические влажные леса.** Описанным выше лесам, существование которых определяется присутствием воды, можно противопоставить такие варианты влажного тропического леса, образование которых связано с понижением температуры; они в основном встречаются на влажных местообитаниях, находящихся в разных высотных поясах горных

*Эпифиты тропического влажного леса*



Платицернум  
оленерогий  
*Platynerium alcicorne*

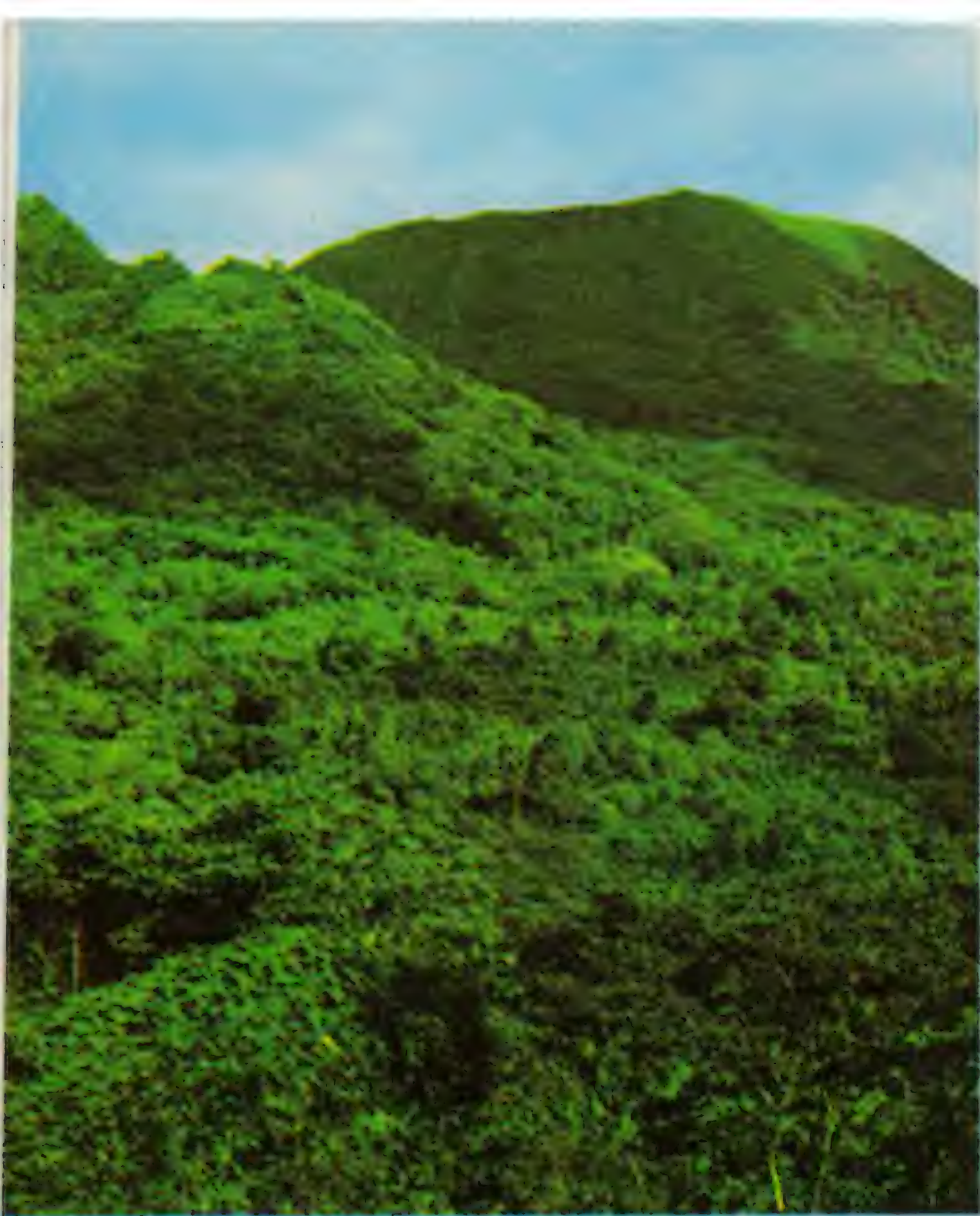
*Rhipsalis cassutha*

Асплениум  
гнездовой  
*Asplenium nidus*

*Cattleya citrina*

*Vriesea splendens*





*Горный тропический влажный лес на острове Гренада (Малые Антильские острова)*

областей тропических регионов. В предгорном поясе, на высоте примерно 400—1000 м над уровнем моря, влажный тропический лес почти не отличается от леса низменностей. В нем имеются только два яруса деревьев, а деревья верхнего яруса не такие высокие.

Зато тропический влажный лес горного пояса, или, как принято говорить, горный влажный лес, растущий на высоте 1000—2500 м, обнаруживает более существенные отличия. Он также имеет два древесных яруса, но часто их трудно выявить, а верхняя их граница нередко не превышает 20 м. Кроме того, здесь меньше видов деревьев, чем во влажных лесах низменностей, отсутствуют и некоторые характерные особенности деревьев таких лесов, в частности и ходульные корни, а также каулифлория. Листья деревьев обычно более мелкие и не имеют заострений для удаления капель воды.

В ярусах кустарников и трав часто преобладают папоротники и виды бамбука. Очень обильны эпифиты, тогда как крупные лианы встречаются редко.

На еще больших высотах постоянно влажных тропиков (2500—4000 м) горные влажные леса сменяются субальпийскими горными лесами, развивающимися на уровне облаков (см. т. 2).

## Тропические влажные леса Южной Америки

Все многообразие растительности влажных тропических лесов в настоящее время лучше всего представлено в бассейне Амазонки. Большая часть «зеленого ада», как часто называют эту область путешественники, еще ждет своих исследователей-ботаников и прежде всего фитоценологов, поэтому сейчас трудно привести достоверные сведения о пределах распространения многих имеющихся там видов. Перечисление одних только видов древесных пород заняло бы десятки страниц. Поэтому здесь мы отметим лишь самое характерное.

Среди разных типов влажного тропического леса наибольшие площади занимает влажный лес низменностей, развивающийся на незатопляемых территориях. Жители Южной Америки называют его лесом «терра фирма»<sup>1</sup> или «лес этэ». Видовой состав его древесных ярусов исключительно разнообразен, но основное место в нем занимают представители порядка бобовоцветных. Здесь нахо-

<sup>1</sup> Коренной склон долины реки (от испанского terra firme — твердая земля).

*Осветленный участок низинного влажного леса в бассейне Амазонки*





дится один из двух имеющихся на Земле центров разнообразия семейства цезальпиниевых; оно представлено рядом эффектно цветущих деревьев из таких родов, как *Dimorphandra*, *Elizabetha*, *Eperua*, *Heterostemon*, *Peltogyne* и *Swartzia*. В состав семейства мимозовых (Mimosaceae) входят *Dinizia excelsa* — по-видимому, самое высокое дерево бассейна Амазонки (до 60 м) — и виды весьма распространенного рода *Parkia*, некоторые из них хирофтерофильны. Также широко представлены деревья из семейства мускатниковых (Myristicaceae), сапотовых (Sapotaceae), лецитидовых (Lecythidaceae), молочайных (Euphorbiaceae), лавровых (Lauraceae) и кутровых (Aprocynaceae).

Важнейшее полезное растение бассейна Амазонки — гевея бразильская (*Hevea brasiliensis*), дающая каучук (см. рисунок). Гевея принадлежит к семейству молочайных (Euphorbiaceae); ее высота достигает 30 м, а толщина ствола — свыше 1 м. Она тоже компонент леса терра фирма, встречающийся южнее Амазонки. К северу от Амазонки растет другой, также используемый вид гевеи — *Hevea benthamiana*. Во внутренних районах Бразилии можно увидеть виды рода *Couma* из семейства кутровых, из которых также получают каучук (и прежде всего для изготовления жевательной резинки).

Другое полезное растение — *Bertholletia excelsa*, с которого собирают так называемые «бразильские орехи». Это растение, относящееся к семейству

Lecythidaceae, в лесу это достигает 50-метровой высоты.

Из деревьев, дающих ценную древесину, следует прежде всего назвать свитению крупнолистную (*Swietenia macrophylla*) — ее древесина не уступает древесине настоящего махагониевого (красного) дерева (*Swietenia mahagoni*), растущего на Антильских островах. Свитения, достигающая высоты 50 м, характерна для лучших местообитаний леса это.

Особенно пышно во влажных лесах Амазонки развиваются лианы. Упомянем здесь лишь роды *Abuta* (семейство Menispermaceae), *Bauhinia* (Caesalpiniaceae), *Derris* (Fabaceae), *Entada* (Mimosaceae) и *Strychnos* (Loganiaceae). Из растений, относящихся к видам родов *Abuta* и *Strychnos*, местные индейцы изготавливают кураре — яд, который они наносят на наконечники стрел.

Весьма примечательно также обилие гемиепифитов с тонкими воздушными корнями. Из настоящих эпифитов в первую очередь следует назвать характерные для американских влажных тропических лесов бромелиевые (Bromeliaceae), а также некоторые богатые видами роды орхидных, распространенные только в Америке: *Cattleya*, *Epidendrum*, *Laelia*, *Maxillaria* и *Oncidium*.

Регулярно затопляемую часть поймы реки в Южной Америке называют «зоной варзеа». У самой Амазонки эта зона достигает внушительной ширины (более 100 км) и прослеживается также вдоль

Лес на берегу реки в зоне варзеа в бассейне Амазонки близ города Икитоса (Перу)

Затопляемый лес из цекропии (*Cecropia* sp.), в стволах которой живут муравьи, на берегу Амазонки в Перу.

В подлеске — цветущая геликония (*Heliconia*, семейство Musaceae).



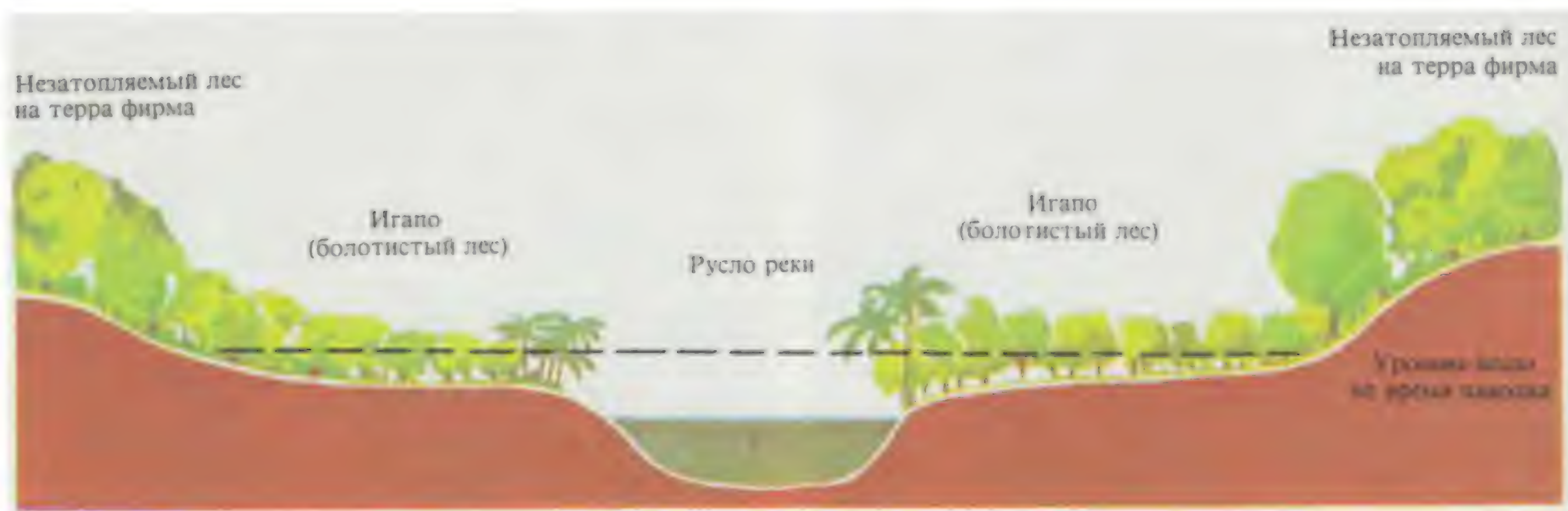




Поперечный разрез долины «беловодной» реки

большинства ее притоков. Последовательность расположения растительных сообществ в зоне варзеа, как правило, следующая. У берега — прибрежные заросли кустарников, образованные повсеместно распространенными видами, например ивой Гумбольдта (*Salix humboldtiana*) и кустарником из семейства сложноцветных *Tessaria integrifolia*, который благодаря обильному образованию предназначенных для вегетативного размножения побегов необыкновенно конкурентоспособен. За кустарниками находится прибрежный лес, в котором преобладают быстрорастущие высокие деревья — *Ceiba pentandra* (капоковое дерево) или *Mora paraensis* (или *Mora excelsa*); они образуют множество мощных досковидных корней и достигают в высоту более 50 м. Это — одни из самых запоминающихся гигантов влажных (дождевых) лесов Амазонки. Бальза (*Ochroma lagopus*), крайне легкая древесина которой пользуется большим спросом, и разные виды цекропии (*Cecropia*) (в стволах этих растений поселяются муравьи) — весьма примечательные де-

Поперечный разрез долины «черноводной» реки



ревья растительных сообществ зоны варзеа (см. рисунок на стр. 107).

Для затопляемой части поймы очень характерны и пальмы. Многие из них, например *Mauritia flexuosa* (маврикиева пальма) и *Bactris gasipaes*, местное население использует в пищу.

К обитателям лесов зоны варзеа относится и шоколадное дерево, или дерево какао (*Theobroma cacao*). Его высота достигает до 10 м; оно встречается в районах низовьев Амазонки. В полукультурном состоянии шоколадное дерево часто находят в окрестностях поселений индейцев. К сожалению, точнее определить границы его исходного ареала сейчас невозможно.

К лесам прилегают безлесные территории поймы — так называемые варзеа-кампы (campos da várzea); они покрыты высокотравными лугами, в состав которых входят разные злаки. Во время паводка участки таких лугов иногда отделяются от грунта и перемещаются вниз по течению в виде плавучих островов.

Наконец, у самого края поймы находятся старицы и пойменные озера — идеальные местообитания для водных и болотных растительных сообществ, которые развиваются здесь удивительно пышно.



И если из-за резких колебаний уровня воды пояс тростников часто отсутствует или заменяется растениями немногих видов, приспособившихся к существованию в этих условиях (например, *Gynesium sagittatum* или достигающего нескольких метров в высоту ароидного *Montrichardia arborescens*), то сообщества водных растений превосходно развиты. Пожалуй, наиболее интересное из них — встречающаяся в богатых питательными веществами старицах *Victoria amazonica*, листья которой достигают 4 м в диаметре (см. рисунок). Сообщества плавающих на поверхности воды растений, состоящие из *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratiotes*, *Pontederia cordata* и др., а также из разных видов водных папоротников *Salvinia* и *Azolla*, ряски (*Lemna*) и вольфии (*Wolffia*), покрывают большие участки водной поверхности, прилегающие к берегам рек или к краям варзеа-кампов.

Третий тип влажных тропических лесов низменностей, встречающийся прежде всего в постоянно увлажненных местностях близ «черноводных» рек, в Южной Америке называют лесом игапо. Этот заболоченный лес, через который можно проплыть на лодке во время паводка, продвигаясь между кронами деревьев, значительно беднее видами, чем леса этэ- и варзеа-типов. Имеются высокоствольные леса игапо, где преобладают в основном разные деревья из семейств цезальпиниевых и мимозовых, и сообщества, скорее похожие на заросли кустарников, в которых представлены виды рода *Eugenia* и другие представители миртовых, а также семейств мареновых и сумаховых, или фисташковых. В заболоченном лесу могут встречаться и пальмы.

## Тропические влажные (дождевые) леса Африки

Влажные тропические леса Западной и Центральной Африки по своему флористическому составу сильно отличаются от влажных тропических лесов Америки и Азии. Наряду с представителями порядка бобоцветных, из которых состав верхних ярусов леса определяют деревья африканских родов семейства цезальпиниевых, здесь также встречаются, причем весьма обильно, эндемичные представители более мелких (не столь богатых родами и видами) семейств, таких, как Burseraceae, Icacinaceae, Meliaceae и Olacaceae.

Вечнозеленые влажные (дождевые) леса, развивающиеся на незатопляемых местообитаниях, в своем первозданном виде еще сохранились главным образом в Либерии, Камеруне, Габоне и в бассейне Конго. Их высота достигает 35—45 м; они не столь продуктивны, как дождевые леса бассейна Амазонки и Индо-Малайского региона. По продуктивности их

превосходят и полувечнозеленые (полулистопадные) влажные тропические леса Нигерии, Ганы и Берега Слоновой кости. Это объясняется тем, что последние развиваются на более богатых питательными веществами почвах. В полулистопадных влажных лесах растут также хозяйственно ценнейшие деревья Африки, дающие благородную древесину: виды родов *Entandrophragma* и *Khaya* (семейство Meliaceae); их древесина поступает в продажу под общим названием «африканское красное дерево».

Среди других полезных растений африканских влажных тропических лесов наибольшую известность получили виды кофейного дерева, или кофе (*Coffea*, семейство мареновых), и дерева кола (*Cola*, семейство стеркулиевых). Эти небольшие деревья входят в состав нижнего или среднего ярусов. *Coffea arabica* (кофе арабийский) — растение горных дождевых лесов юго-запада Эфиопии; хозяйственно менее важные виды *Coffea canephora* (кофе конголезский), *Coffea dewevrei* (кофе высокий) и *Coffea liberica* (кофе либерийский) встречаются, как и виды колы — *Cola acuminata* (кола заостренная) и *Cola nitida* (кола блестящая) — во влажных тропических лесах низменностей Западной и Центральной Африки.

Для пойменных и болотистых дождевых лесов Африки, покрывающих в первую очередь значительную часть бассейна Конго, характерно обилие лиан и пальм. Особенно непроходимые заросли образуют лианы-ротанги из родов *Ancistrophyllum*, *Calamus*, *Eremospatha*, *Sclerosperma* и *Oncocalamus* (семейство пальм). В этих лесах находятся и естественные местообитания масличной пальмы (*Elaeis guineensis*). На территориях, которые длительное время бывают затоплены медленно текущими водами, могут даже развиваться леса, состоящие только из пальм, преимущественно из многих видов винной пальмы (*Raphia*), которая используется для разных целей.

Эпифиты в дождевых тропических лесах низменностей представлены прежде всего орхидными (*Angraecum*, *Bulbophyllum*, *Cyrtorchis*, *Polystachya*) и разнообразными папоротниками, такими, как виды родов *Asplenium*, *Platycerium*, *Polypodium*, *Vittaria*, *Davallia* и *Drynaria*.

Вдоль краев речных протоков и стариц часто образуются полосы мелководий. Они заселены злаками, переносящими затопления, а также заняты тростниковыми зарослями и сообществами водных растений. Если в тростниковом поясе господствуют виды сыти (*Cyperus*), рогоза (*Typha*), тростника (*Phragmites*) и меч-травы (*Cladium*), то на более глубоких участках водоемов образуются фитоценозы, богатые видами кувшинок и плавающих на поверхности воды растений. Кувшинковые сообщества состоят преимущественно из представленной



многими видами кувшинки (в частности, *Nymphaea capensis*, *Nymphaea coerulea*, *Nymphaea lotus*, *Nymphaea micrantha*), болотноцветника (*Nymphoides*), рдеста (*Potamogeton*) и апоногетона (*Aponogeton*), а сообщества плавающих растений — преимущественно из обильно разрастающейся *Pistia stratiotes* и занесенной из Америки *Eichhornia crassipes*. Часто в их состав входят также виды *Trapa* (рогульника, или водяного ореха), *Ceratopteris* (цератоптериса), *Salvinia* (сальвинии), *Azolla* (азолли), *Lemna* (ряски), *Wolffia* (вольфии) и *Wolffiella*.

## Тропические влажные леса Азии

Тропические дождевые леса низменностей Азии подверглись большему воздействию человека, чем такие же леса Америки и Африки. Там, где прежде пойменные влажные леса окаймляли реки, ныне протянулись огромные рисовые поля, а там, где находился незатопляемый дождевой лес, теперь раскинулись плантации самых разнообразных тропических культур. Только Малайзия и Индонезия поставляют 90% всего получаемого на Земле натурального каучука с плантаций гевеи (*Hevea brasiliensis*), заложенных на территориях, которые прежде занимали влажные леса.

Некоторые растения тропических дождевых лесов сейчас распространены как введенные в культуру, почти во всех тропиках, например мускатник душистый (*Myristica fragrans*) и гвоздичное дерево (*Syzygium aromaticum*, = *Eugenia caryophyllata*) с Молуккских островов, коричное дерево (*Cinnamomum zeylanicum*) из Шри Ланки, перец черный (*Piper nigrum*) — лиана с Малабарского берега и манго (*Mangifera indica*) из Бирмы и Малайзии (рисунок на стр. 112).

Но невзирая на то, что большие территории тропиков Азии заняты культурными растениями, огромные области в районе, протянувшемся от Бирмы и Шри Ланки до островов Тихого океана, еще покрыты лесами, не испытавшими воздействия человека. Обширные и непроходимые болота на Суматре, Калимантане и Новой Гвинее — это болотистые леса; кроме того, в основном гористые местности Индо-Малайской области и Филиппинских островов почти повсеместно покрыты горными тропическими влажными (дождевыми) лесами.

Характерная особенность азиатских влажных тропических лесов — обилие растений семейства двукрылоплодных (*Dipterocarpaceae*). Это семейство, содержащее свыше 400 видов, относимых к 22 родам, распространено почти исключительно в тропической Азии (представители только двух родов встречаются в Африке). Подавляющее большинство

видов семейства представлено, как правило, очень крупными деревьями, характерными для самого верхнего древесного яруса влажных лесов низменностей. Наиболее богаты видами роды *Shorea*, *Dipterocarpus*, *Hopea* и *Vatica*. Из других, содержащих меньшее число видов, следует прежде всего назвать род *Dryobalanops*; вид *Dryobalanops aromatica*, обитающий на Суматре, — гигантские деревья высотой более 60 м, одни их неразветвленные стволы достигают 40-метровой длины!

Примечательно также, что нередко в лесу господствует всего один или несколько видов двукрылоплодных, а порой весь древостой может быть представлен только ими. Большинство представителей этого семейства не образует ярких цветков; этим объясняется, почему азиатские дождевые тропические леса не столь красочны, как американские или африканские.

Помимо двукрылоплодных в состав самого верхнего яруса лесов входят прежде всего деревья из семейств сапотовых, сумаховых, мелиевых, зверобойных и вербеновых. Кроме того, для азиатских дождевых лесов характерны многочисленные виды фикуса (*Ficus*) и хлебного дерева (*Artocarpus*).

Цезальпиниевые здесь не играют столь важной роли, как в Америке и в Африке. Однако самое высокое дерево — растущая в Индонезии, достигающая 90-метровой высоты *Koompassia excelsa* — относится к этому семейству.

Пойменные леса сохранились в виде отдельных участков. Для их исходного состава характерны пальмы и представители семейства пандановых (*Pandanaceae*), а также быстрорастущие древесные породы. В пойменных озерах и в находящих в поймах канавах и на рисовых полях пышно развиваются сообщества плавающих на поверхности воды растений. Пожалуй, самое примечательное из них — *Euryale ferox* (эвриала устрашающая), имеющая крупные, диаметром до 1,5 м, листья с шипами. Широко распространены также виды кувшинки, например синяя индийская *Nymphaea stellata* и *Nymphaea rubra* с красными цветками. Видовой состав растительных сообществ пополняют виды болотноцветника (*Nymphoides*), рдеста (*Potamogeton*), апоногетона (*Aponogeton*) и водяного ореха (*Trapa*). По берегам на богатых питательными веществами почвах нередко встречается индийский лотос (*Nelumbo nucifera*).

В болотистых дождевых лесах также преобладают представители двукрылоплодных. Кроме них встречаются разные пальмы и виды пандануса (*Pandanus*). Характерно обилие видов деревьев с досковидными и ходульными корнями. В глубине леса деревья мельче, чем у края, и расположены реже. Среди эпифитов встречаются, например,



мирмекофильные растения из родов *Myrmecodia*, *Hydnophytum* и *Dischidia*. Припочвенный ярус растений состоит из осоковых (Cyperaceae), сфагновых мхов и разных видов кувшиночника (*Nepenthes*).

В горных дождевых лесах представители двукрылоплодных отчасти уступают место деревьям, близкие родственники которых встречаются и в Центральной Европе. Так, в горном влажном лесу Явы на высоте 1500 м растут виды дуба (*Quercus*) и каштана (*Castanea*).

Для горных дождевых лесов также характерны эпифиты, число видов которых обычно превышает число видов растений других жизненных форм. Среди эпифитов много папоротников, орхидных (*Bulbophyllum*, *Dendrobium*, *Coelogyne*), вересковых (*Rhododendron*, *Vaccinium*) и красиво цветущих видов *Hoya* (семейство Asclepiadaceae) и *Medinilla* (Melastomataceae).

## Вторичные растительные сообщества тропических дождевых лесов

Важнейшее растительное сообщество, возникающее на месте тропического влажного леса после его сведения, — это вторичный тропический влажный лес, который обычно называют просто вторичным лесом. В настоящее время он занимает большие площади низменностей, где прежде росли исходные дождевые леса. Сведению последних во многом способствовала хозяйственная деятельность человека, расчищавшего под поля все новые участки. После прекращения сельскохозяйственного использования земель (а без внесения удобрений оно длится недолго, так как почвы истощаются) происходит регенерация леса. Сперва образуются очень густые заросли кустарников, переплетенные множеством лиан. В таких зарослях обильно представлены растения из семейств молочайных, сложноцветных, мареновых, пасленовых и виды бамбука. Позднее начинают преобладать быстрорастущие крупнолистные деревья с мягкой древесиной; они возвышаются над кустарниками и придают характерный вид вторичному лесу, находящемуся на этой ранней стадии развития. Здесь в первую очередь следует назвать представителей ряда семейств — тутовых (*Cecropia*, *Musanga*), молочайных (*Macaranga*, *Antidesma*, *Sapium*, *Croton*), вязовых (*Trema*), липовых (*Apeiba*, *Luehea*, *Heliocarpus*), баобабовых (*Ochroma*, *Ceiba*), мелиевых (*Trichilia*), бурачниковых (*Cordia*), мимозовых (*Inga*) и др.

Через несколько десятилетий в состав древостоя вторичного леса могут внедряться виды первичного дождевого леса, и внешне такие леса со временем



*Pistia stratiotes*

Лотос  
*Nelumbo  
nucifera*

*Eichhornia crassipes*

Кувшинка красная  
*Nymphaea rubra*

*Victoria amazonica*



Гевея бразильская  
*Hevea brasiliensis*



Шоколадное дерево  
*Theobroma cacao*



Хинное дерево  
*Cinchona succirubra*



Дерево акажу  
*Anacardium occidentale*



Дерево кола  
*Cola acuminata*



Бразильский орех  
*Bertholletia excelsa*



Манго индийское  
*Mangifera indica*



Кофе арабийский  
*Coffea arabica*



Перец черный  
*Piper nigrum*



Мускатник душистый  
*Myristica fragrans*



Коричное дерево  
*Cinnamomum zeylanicum*





начинают напоминать исходные. Однако принято считать, что из-за невосполнимых потерь питательных веществ полное восстановление первичного дождевого леса невозможно.

Из сказанного ясно, что хищническое ведение хозяйства в тропических влажных лесах неизбежно способствует деградации почв на больших территориях. Для того чтобы сохранить продуктивность такой экосистемы, следует вести хозяйство, при котором потери питательных веществ компенсируются полностью. Например, это возможно при выращивании смешанных культур. При этом, сводя лес, следует оставлять отдельные высокие деревья для защиты расчищенных земель от сильных ливней и интенсивного солнечного освещения. Под таким прикрытием закладывают плантации более низкорослых деревьев, соответствующих по высоте среднему древесному ярусу дождевого леса, например масличных пальм. В нижнем ярусе разводят низкие деревца, кустарники или крупные травянистые растения (например, шоколадные деревья, бананы). И наконец, в самом нижнем — обычно травянистые полезные растения, такие, как кукуруза или маниок.

Однако в настоящее время все шире осуществляется заложение новых плантаций и возделывание на больших площадях монокультур. Для этого необходимо регулярно вносить удобрения и вести постоянную борьбу с сорняками и вредителями.

## Мангры, или мангровые леса

Там, где в тропиках морские берега защищены от огромных волн прибоя близлежащими островами или коралловыми рифами, или там, где в моря и океаны впадают реки, развивается одна из своеобразнейших растительных формаций этой зоны — мангры, мангровые леса, или мангровые заросли. Уже первым испанским и португальским мореплавателям, побывавшим в тропиках, они были известны под этим названием, которое, вероятно, ведет свое происхождение от малайского слова «mangle». По описаниям путешественников, это «растущие в море деревья», у которых во время прилива над водой поднимаются только кроны, а при отливе становятся видными и причудливые, разные у разных видов этих растений дыхательные корни.

Распространение мангровых лесов не ограничено лишь областями, где господствует климат тропических дождевых лесов; там, где этому благоприятствуют теплые морские течения, мангры развиваются севернее Северного и южнее Южного тропиков



Мангровый лес из *Rhizophora mangle* (на переднем плане) и *Laguncularia racemosa* близ устья Риу-Гуаяс в Эквадоре

(см. карту на стр. 90—91). Следовательно, это типичный пример азональных растительных сообществ, которые местами развиваются вдоль берегов до зоны с умеренно теплым климатом. В северном полушарии они распространены до Бермудских островов и в Японии до  $32^{\circ}$  с. ш., а в южном — вдоль берегов Австралии и Новой Зеландии — даже до  $38^{\circ}$  ю. ш. Однако у берегов, омываемых холодными течениями, они не развиваются. Так, на западном побережье Южной Америки мангры появляются лишь около экватора, вблизи границы между Перу и Эквадором, а в Африке, на берегах Атлантического океана их можно встретить только на участке от Сенегала до Анголы.

По видовому составу мангровые леса, развивающиеся на берегах Индийского океана и западных побережьях Тихого океана (так называемые восточные мангры), богаче мангров, встречающихся по берегам Атлантического океана и восточному побережью Тихого океана (западные мангры). Одних и тех же видов растений в составе восточных и западных мангровых лесов нет, но общие роды имеются. Число видов в образовании мангров обоих регионов также весьма различно. Если, например, в восточных манграх малайско-индонезийской области можно встретить до 30 видов мангровых растений, то в западных манграх растительное сообщество нередко бывает составлено лишь тремя-четырьмя их видами (табл. 2). А у границ своего распространения в состав сообществ мангровых





Поперечный разрез сообщества мангровых растений в Южной Америке

растений может входить вообще один-единственный вид: например, в южной Японии — *Kandelia candel*, близ пролива Акаба, в Южной Африке (Дурбан), в южной Австралии и Новой Зеландии — *Avicennia marina*, который в Новой Зеландии даже переносит недолговременные заморозки, в южной Бразилии — *Laguncularia racemosa*.

Поскольку развитие мангровых растений происходит при периодических затоплениях (чередование приливов и отливов), в каждом поясе мангров можно выявить зональную смену господствующих видов (см. рисунок вверху), обусловленную конкретными особенностями местообитаний, главным образом концентрацией солей.

Различия мангровых лесов, находящихся на морских побережьях вне устья рек, во многом зависят от того, где развиваются эти леса — в богатых осадками (гумидных) или бедных ими (аридных) районах. Если в гумидных районах незатопляемые во время приливов почвы благодаря дождям оказываются тем меньше засоленными, чем дальше они от моря, то в местообитаниях аридных районов, заливаемых реже и находящихся ближе к незатопляемым участкам берега, концентрация солей повышается из-за более интенсивного испарения.

Играют свою роль и другие факторы, связанные с конкретными местообитаниями, например наличие в почве питательных веществ или конкурентные отношения между отдельными видами. Поэтому однозначно охарактеризовать последовательность

Таблица 2

Важнейшие виды растений, входящих в состав восточных и западных мангровых лесов

Восточные мангры			Западные мангры		
	тропическая Азия и Австралия	Восточная Африка		Западная Африка	тропическая Америка
<i>Rhizophora</i> <i>Rhizophora</i> <i>Bruguiera</i> <i>Ceriops</i> <i>Kandelia</i> <i>Sonneratia</i> <i>Xylocarpus</i> <i>Lumnitzera</i> <i>Avicennia</i>	<i>apiculata</i>    <i>candel</i>	<i>mucronata</i>  <i>gymnorrhiza</i> <i>tagal</i>  <i>alba</i> <i>granatum</i> <i>racemosa</i> <i>marina</i>	<i>Phizophora</i> <i>Phizophora</i> <i>Avicennia</i> <i>Avicennia</i> <i>Laguncularia</i>	    <i>africana</i>	<i>mangle</i> <i>racemosa</i>  <i>germinans</i> <i>racemosa</i>



зонального размещения тех или иных видов невозможно. Представители рода *Avicennia*, самые солеустойчивые среди всех мангровых растений, в аридных районах образуют внутреннюю границу мангров, к которой обычно примыкает полоса, не имеющая растительного покрова (что объясняется чрезвычайно высокой концентрацией солей). Напротив, растения рода *Sonneratia* явно не выносят концентрации солей большей, чем та, которую имеет морская вода, а потому встречаются преимущественно по внешнему краю мангровых зарослей.

Для мангров, растущих в устьях рек, большое значение имеет количество приносимой рекой пресной воды — оно зависит от полноводности реки, амплитуды колебания уровня моря во время приливов и отливов и от направления господствующих ветров. Такие мангры поднимаются вверх вдоль берегов реки в зону солоноватой воды, для которой характерно развитие пальмы *Nypa fruticans* и папоротника *Acrostichum aureum*, и постепенно переходят в прибрежные растительные сообщества пресноводных водоемов.

Однако возможность существования мангровых растений в поясе приливов и отливов обусловлена не

только солеустойчивостью этих видов; у них выработались и некоторые морфологические приспособления к жизни в экстремальных условиях. Так, для всех настоящих мангровых растений характерно образование своеобразных, причудливых корней — либо ходульных (например, у видов рода *Rhizophora*, рисунок на стр. 113), коленчатых (у *Bruguiera* и *Ceriops*), «спаржевидных» (у *Avicennia* и *Sonneratia*), либо «лентовидных» (у *Xylocarpus granatum*). Недавние исследования подтвердили предположение о том, что это не что иное, как дыхательные корни, поглощающие кислород во время отливов, поскольку почва очень бедна кислородом.

Другое приспособление к существованию — явление живорождения, или вивипарии, — присуще всем представителям семейства *Rhizophoraceae* (*Rhizophora*, *Bruguiera*, *Ceriops*, *Kandelia*) и роду *Avicennia* (семейство *Verbenaceae*). При этом хорошо развивающиеся проростки, подсемедольные колена (гипокотили) которых достигают более 10 см в длину, могут, выпадая из плодов, укрепляться в постоянно обводненной почве.

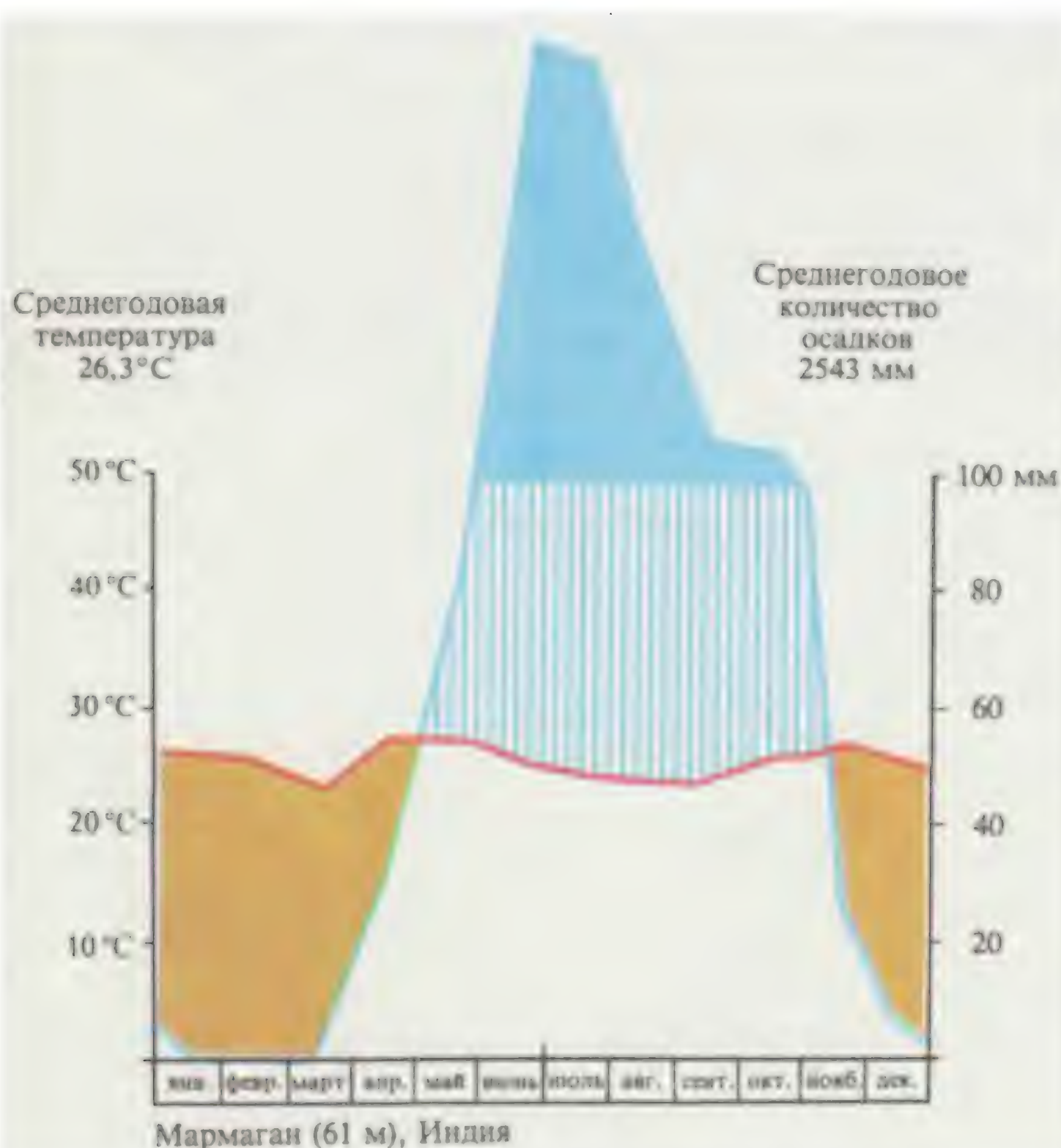


# Зона тропических областей с летним влажным периодом

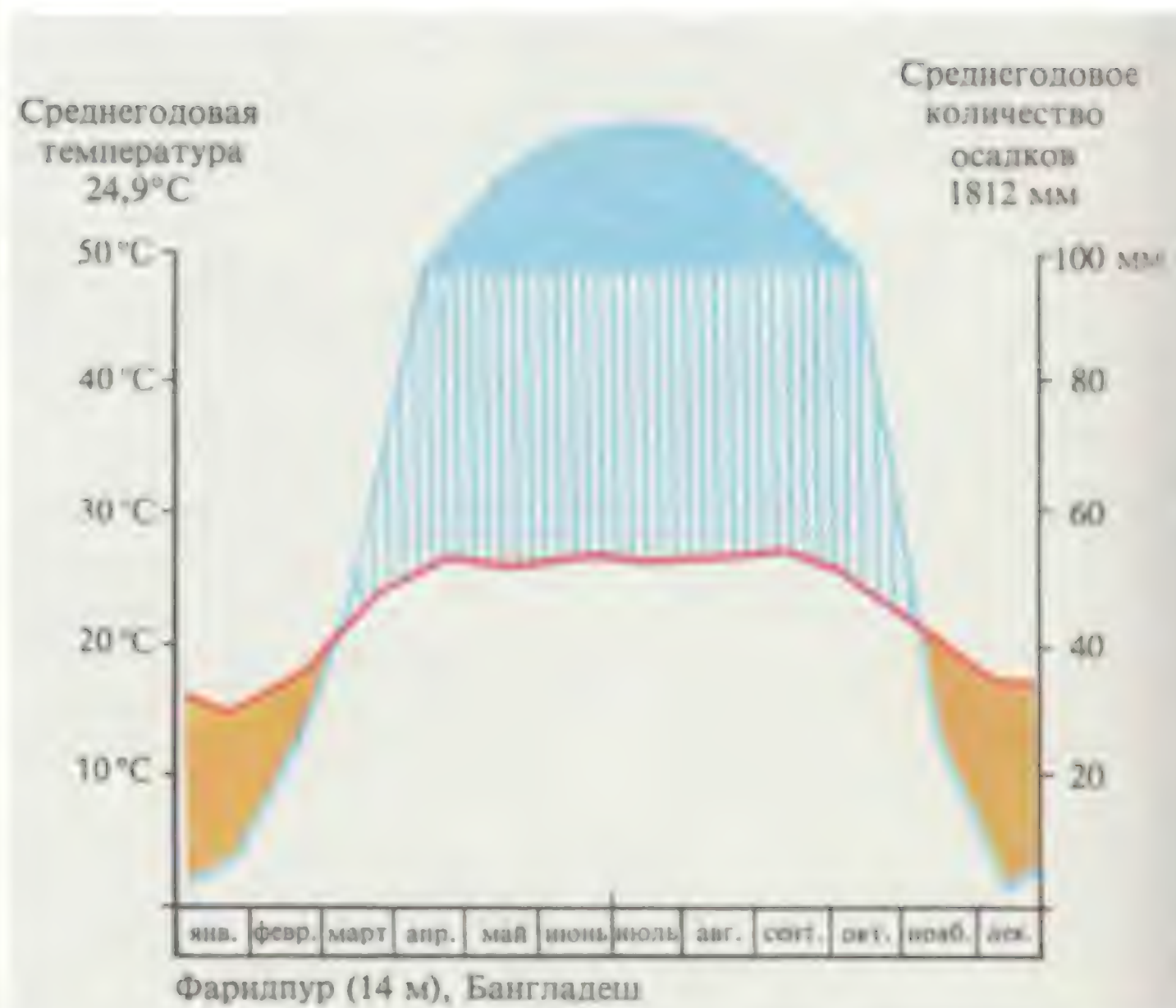
На некотором удалении от экватора, примерно между 10-й и 25-й параллелями обоих полушарий, находятся краевые зоны с тропическим климатом, в которых вода оказывается фактором, ограничивающим возможности существования растений, тогда как колебания температуры в течение года столь незначительны, что не оказывают никакого влияния на развитие растений. Здесь, за исключением высокогорных районов, постоянно настолько тепло, что может существовать тропическая растительность. Чем больше удалены области этой зоны от постоянно сырых экваториальных дождевых лесов, тем меньше их влажность, а Северный и Южный тропики проходят уже через территории с иными экстремальными условиями существования — через пустыни. Между зоной дождевых лесов и зоной пустынь расположена зона тропических областей с

летним влажным периодом. Здесь находятся саванны, сухие леса или заросли колючих кустарников. Таким образом, растительный покров как бы отражает конкурентные отношения леса и сообществ травянистых растений. В какую сторону отклонится стрелка весов — зависит от климатических условий, хотя на местные особенности растительного покрова влияют и почвы.

**Размеры и климат.** Различия в количестве выпадающих за год осадков и в распределении их на протяжении года обуславливают существование целого ряда растительных формаций, переходящих одна в другую; на противоположных концах такого ряда обычно находятся дождевой тропический лес и пустыня. Поэтому провести на всех континентах границы тропической зоны областей с летним



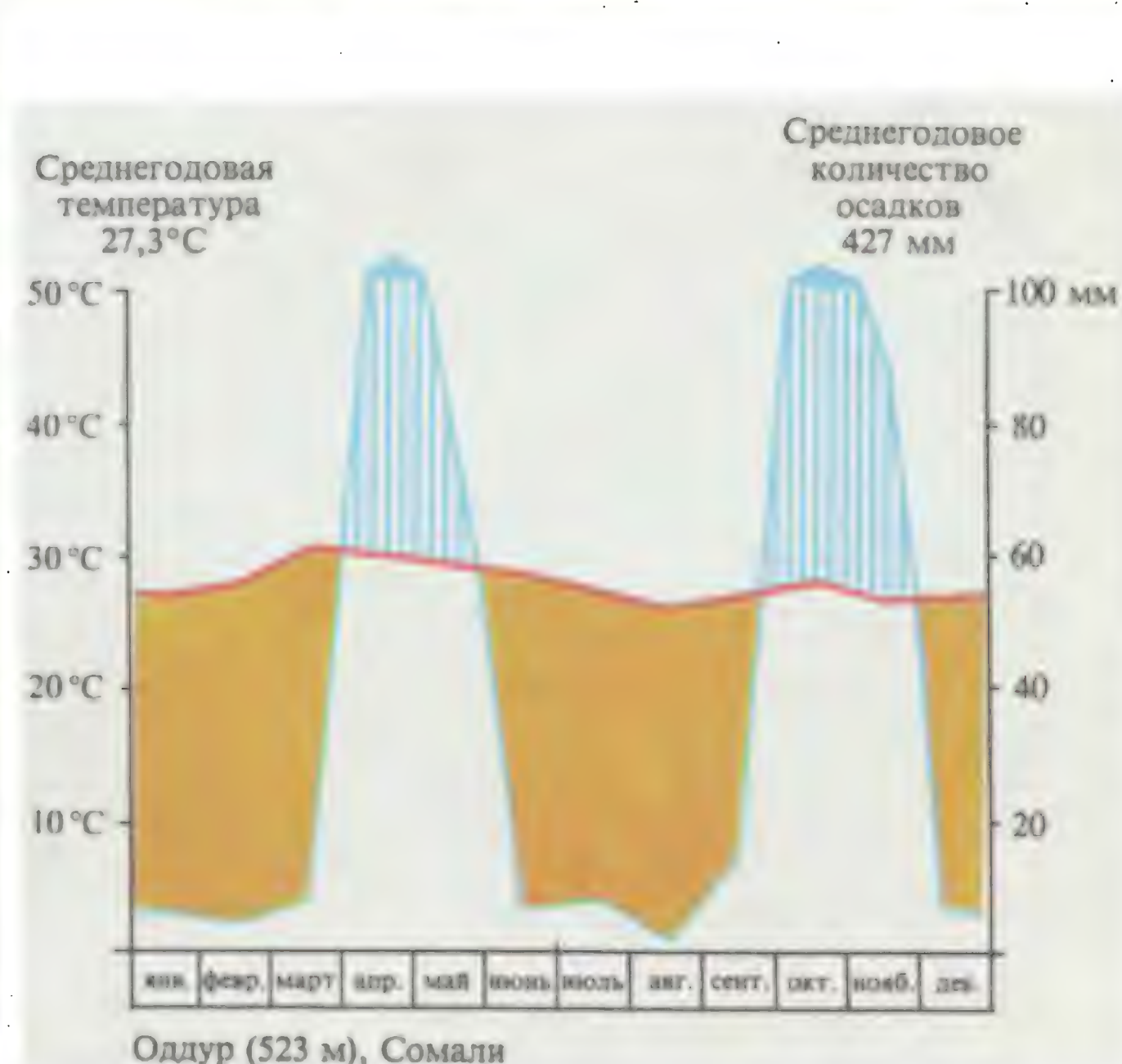
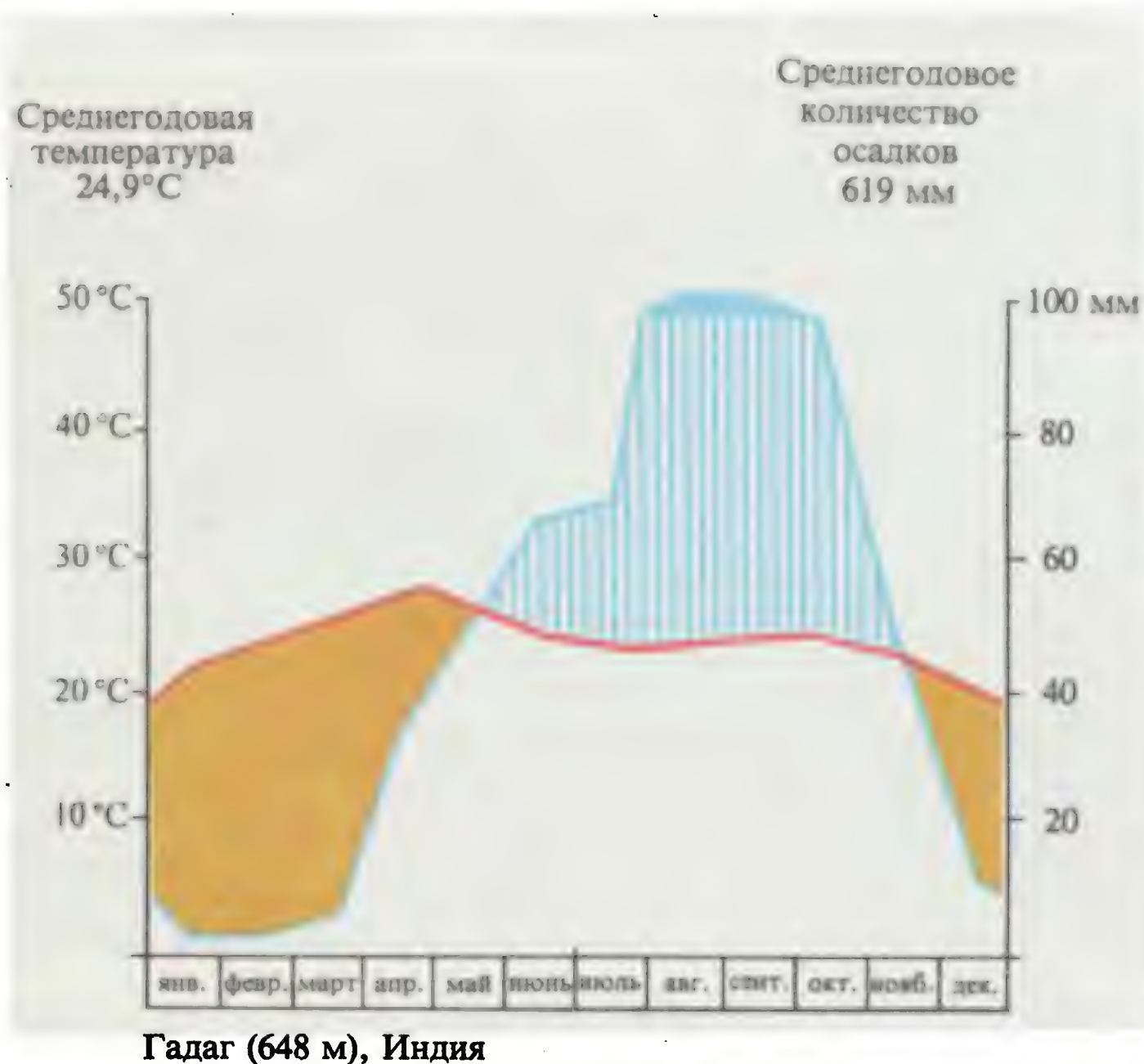
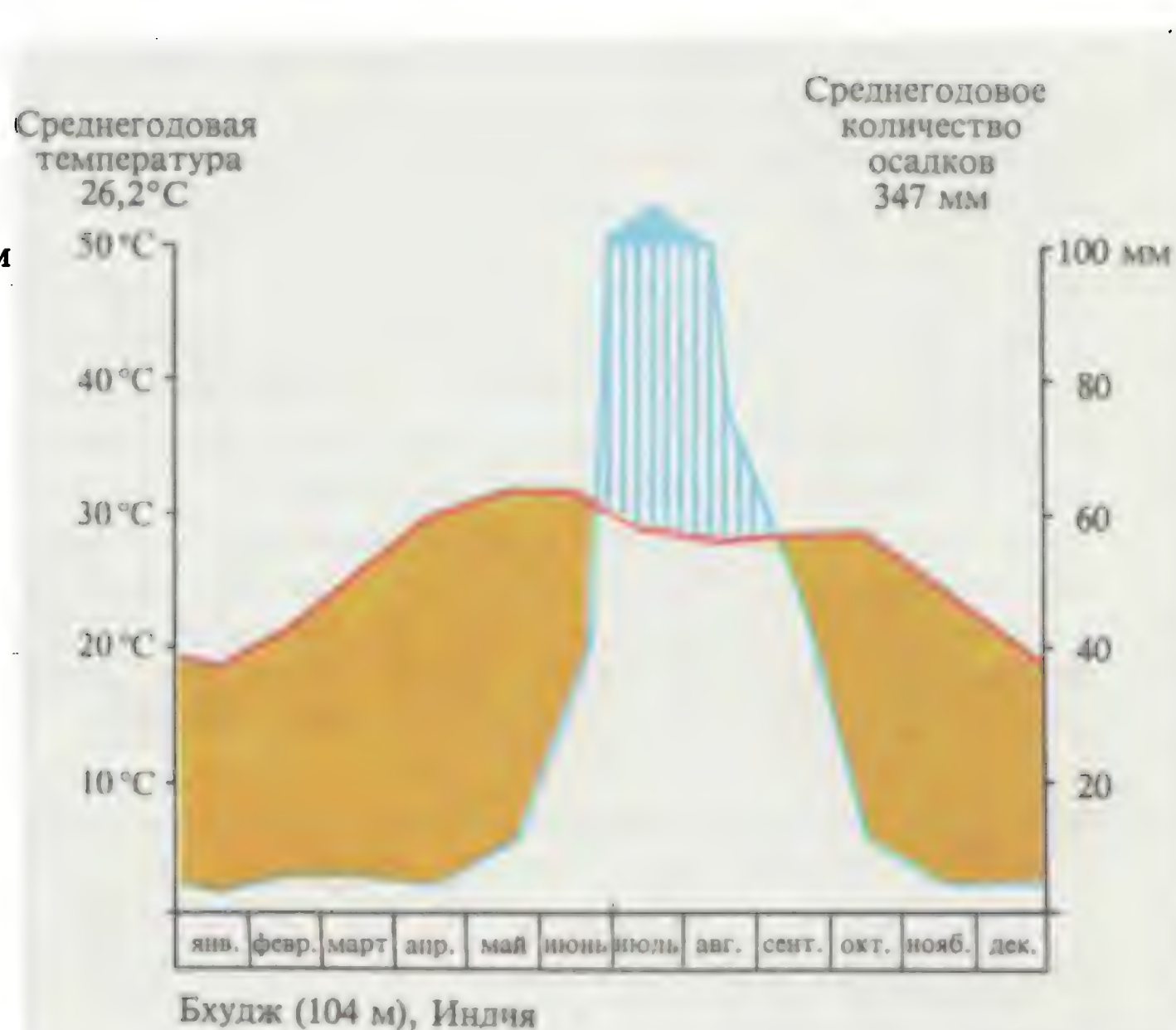
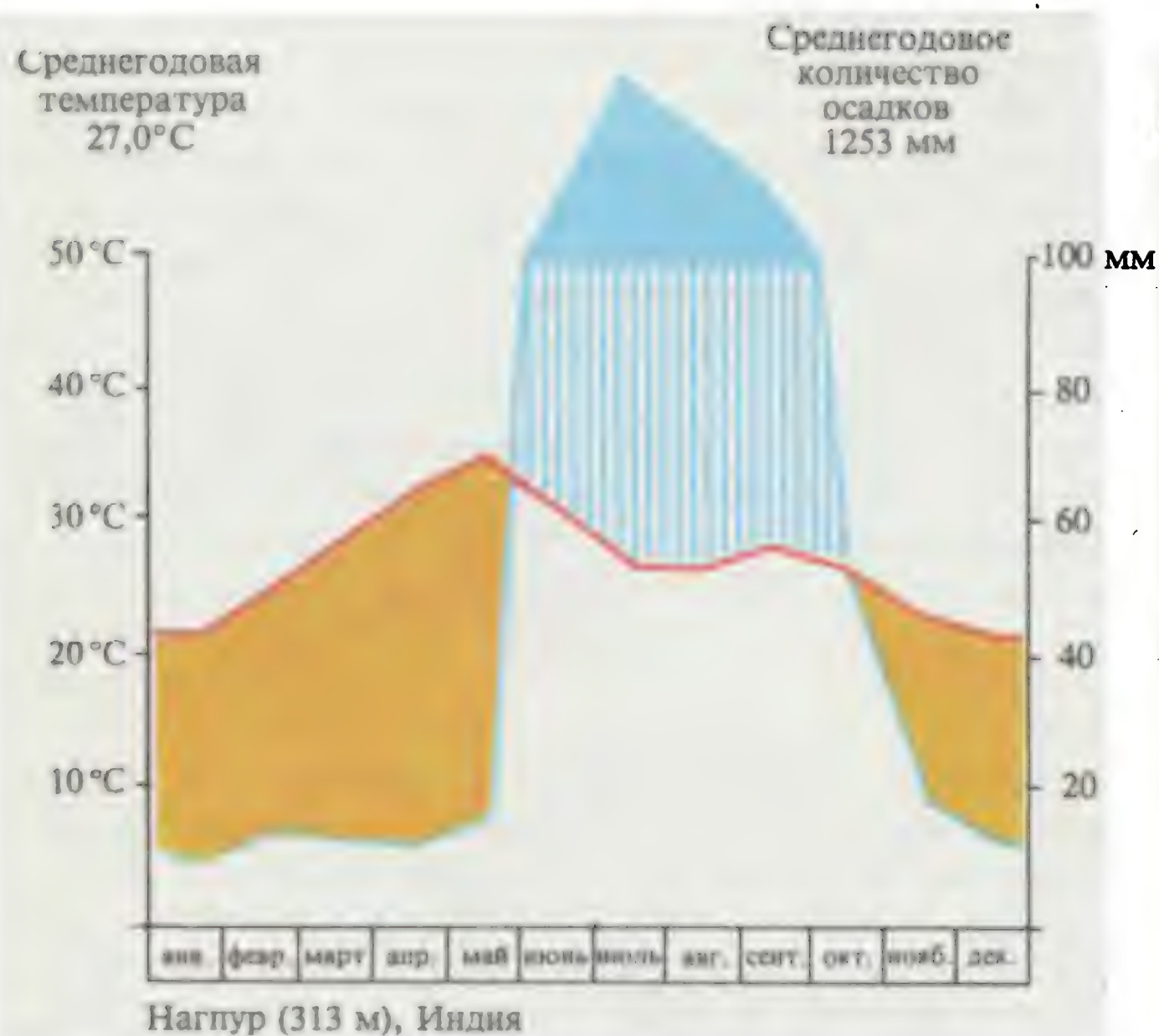
*Климатические диаграммы разных пунктов Южной Азии и Восточной Африки, находящихся в зоне тропических областей с летним влажным периодом*





влажным периодом можно лишь условно. Как видно на карте осадков (стр. 118), некоторая зональность в их распределении имеется, однако эти зоны никогда не протягиваются сплошными полосами через континенты. В том, что они разделены, а их части смещены одна относительно другой, «повинны» особенности ветрового режима (пассаты и муссоны), горы, морские течения и т. д. Самые обширные засушливые регионы находятся по обе стороны от

Северного и от Южного тропиков. Но до этих широт доходят и пышно развивающиеся летнезеленые муссонные леса. Возможность существования последних, например в Юго-Восточной Азии, определяется выпадением обильных осадков, приносимых летним муссоном (от арабского *mausim*, что означает «сезон», «время года»). Этот ветер, направление которого в разные времена года различно, тесно связан с общей экваториальной





циркуляцией воздушных масс, происходящей во внутритропической зоне конвергенции (то есть в зоне, промежуточной между областями пассатов северного и южного полушарий). Поскольку размеры Азиатского континента огромны, в течение лета происходит значительное смещение внутритропической зоны конвергенции и экваториального пояса низкого атмосферного давления на север, чем и объясняется обилие осадков во время летних муссонов.

Наиболее типичен тропический муссон для северной части Индийского океана и Юго-Восточной Азии. Так, в период дождей, продолжающийся здесь с апреля по октябрь, юго-западный муссон приносит на восточное побережье Индии 900—1200 мм осадков, тогда как остальные месяцы года оказываются сухими (климадиаграмма Нагпура на стр. 117). Температуры здесь сравнительно ровные, и даже в зимний засушливый период, когда они несколько снижаются, среднемесячная температура редко опускается ниже 20°C. Самое жаркое время года наступает незадолго до начала периода дождей (климадиаграмма Гадага, стр. 117). Чем больше удалены территории от морского побережья, тем меньше на них выпадает осадков, а

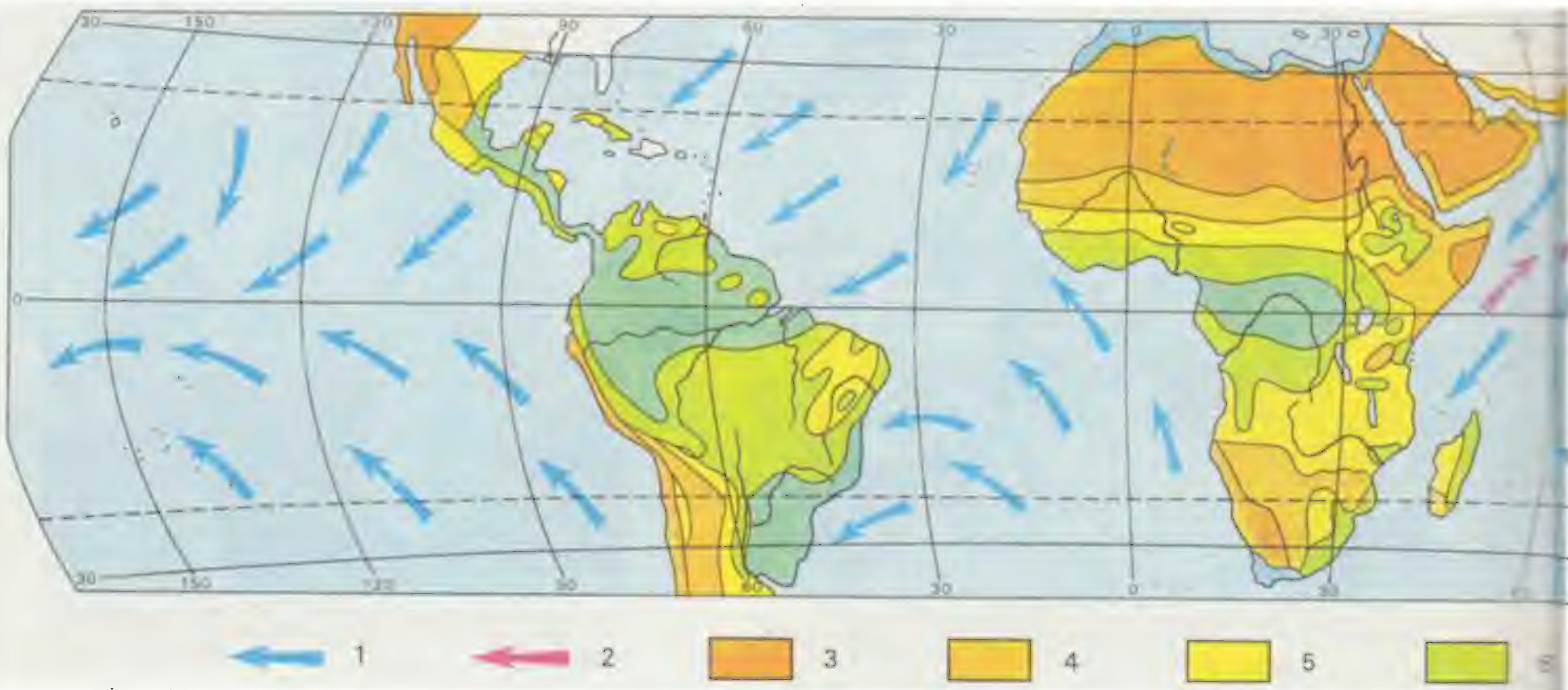
засушливый период оказывается более продолжительным (до 8 месяцев). На северо-западе, в том районе, где проходит Северный тропик, даже вблизи побережья осадков выпадает меньше 200 мм в год. Это — засушливый район, так называемое Пятиречье, или природная область Пенджаб, над которой летом формируется центр области низкого атмосферного давления.

На юго-западе полуострова Индостан районы с резко различным количеством выпадающих осадков расположены еще ближе один к другому, так как вдоль западного его побережья протянулись горы Западные Гаты. Как показывает климадиаграмма Мармагана (стр. 116), близ берега, в районе между 12 и 18° с. ш. годовое количество осадков достигает 3000 мм, а на подветренной стороне гор — только 600—700 мм (см. климадиаграмму Гадага, стр. 117). Поэтому для Деканского плоскогорья, занимающего центральную часть полуострова, характерны засухи, приводящие иногда к катастрофическим последствиям, если не бывает летнего муссона.

Муссонный климат свойствен не только Индостану. Севернее экватора подобные же климатические условия характерны и для внутренних районов Индии, а особенно для Бирмы (влияние юго-западного муссона). Южнее экватора муссонным климатом, который определяется влиянием Австралийского континента, обладают восточная Ява и остров Тимор; здесь постоянно сохраняются высокие средние температуры — 25—30°C, четко выражены летний период дождей (ноябрь—апрель; 800—1400 мм осадков) и максимально засушливое время в июле (зима в южном полушарии).

*Направления ветров и распределение осадков в тропиках и субтропиках на протяжении года.*

- 1 — пассаты и муссоны в январе;
- 2 — муссоны в июле;
- 3 — 10—12 аридных (сухих) месяцев;
- 4 — 7—10 аридных месяцев;
- 5 — 5—7 аридных месяцев;
- 6 — 3—5 аридных месяцев;
- 7 — 0—2 аридных месяца;
- 8 — область зимних дождей.





Такой же климат и в северной Австралии, за исключением северо-восточных районов, расположенных по побережью. Приносимые с северо-востока облака проливаются дождями над прибрежными областями, чем и объясняется резкое снижение общего количества осадков во внутренних районах континента. Если в прибрежных областях выпадает 1200—1500 мм осадков в год, то в районах, находящихся между 15 и 20° ю. ш., всего 700—370 мм. Зимние (для южного полушария) температуры тем ниже, чем продолжительнее засушливый период. По мере увеличения континентальности климата среднегодовые температуры снижаются примерно от 25—26°С до 5—6°С.

В Африке, через центр которой проходит экватор, наиболее полно выражена климатическая зональность, отражающаяся и на растительности. Зоны, идущие с востока на запад, особенно хорошо видны к северу от экватора (см. карту на стр. 118).

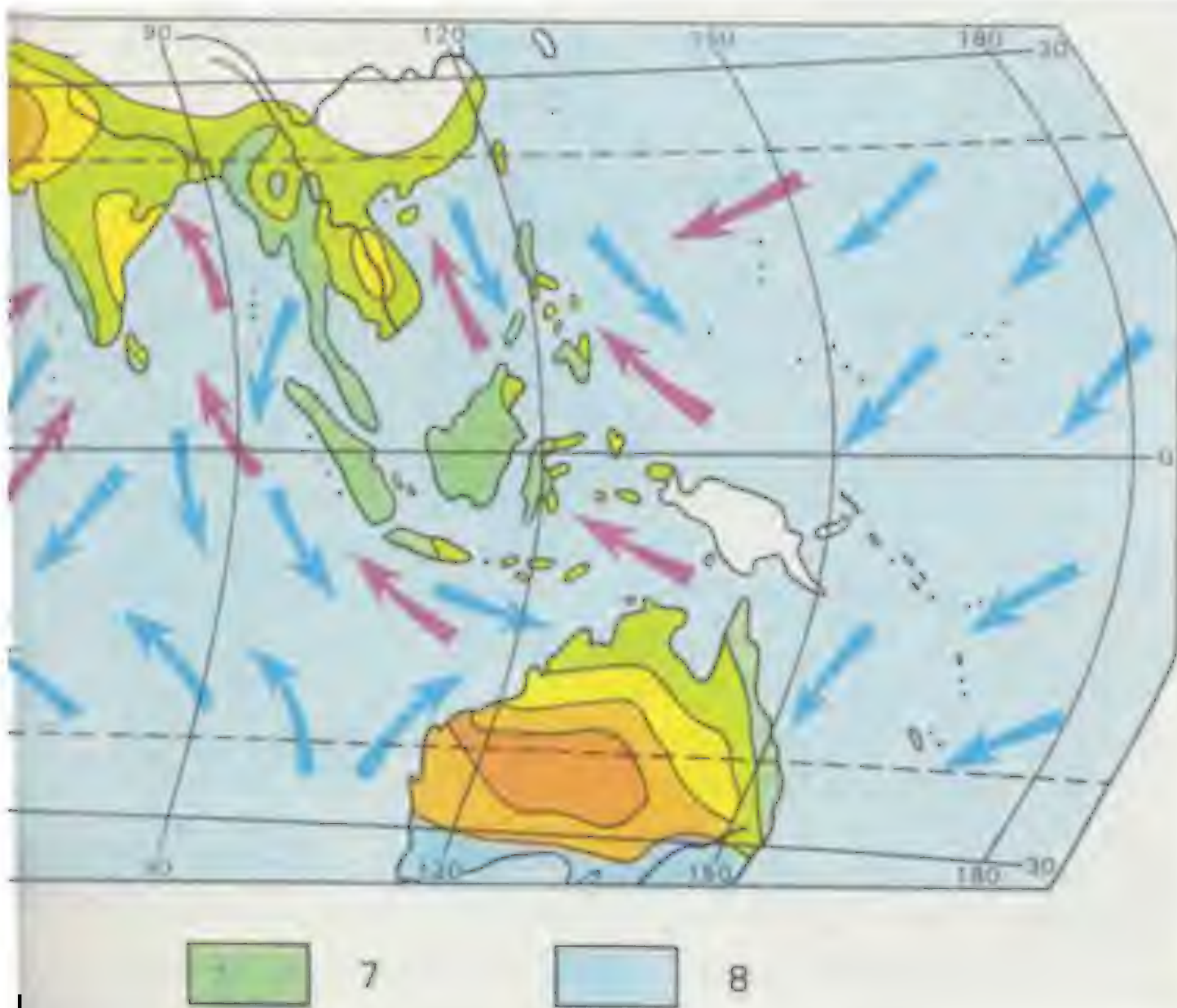
Лабильные, обычно богатые влагой воздушные массы экваториальной области низкого атмосферного давления перемещаются над Африканским континентом с севера на юг и обратно одновременно с максимальной полуденной высотой солнца, доходя в июле (северное лето) до Сахары, а в январе (южное лето) — до засушливой области в Юго-Западной Африке. Вот почему дожди идут в то время года, когда солнце находится в зените. Над экваториальными районами солнце дважды в год оказывается на максимальной полуденной высоте. Это означает, что на территориях, находящихся примерно между 5 и 10° с. и ю. ш., бывает по два дождливых периода: в районах, удаленных от

экватора, они сближаются во времени, а еще севернее и южнее — объединяются; с этим связано увеличение продолжительности засушливого периода.

К постоянно влажной экваториальной зоне с севера и юга, а в районе озера Виктория — и с востока примыкают области с отчетливо выраженным засушливым периодом, продолжающимся три-пять месяцев (климадиаграмма Фаридпура, стр. 116). Годовое количество осадков еще довольно высокое, на западе оно может достигать 1900 мм, но обычно бывает 1200—1400 мм. Затем следует зона, где засушливый период длится от пяти до семи месяцев, а осадков за год выпадает 900—1200 мм (см. климадиаграмму Нагпура, стр. 117). На севере эта зона тянется с запада на восток почти через весь континент; на юге же она занимает большую площадь, чем на севере. На этой территории находится весь бассейн реки Замбези (Замбия и Мозамбик). Еще суше климат в местностях, переходных к полупустыням. Засуха продолжается здесь семь-десять месяцев, но в год выпадает еще 300—500 мм осадков (климадиаграммы Гадага и Бхуджа). В течение года резких колебаний температуры не отмечается, однако — и это особенно ясно проявляется в Судане — самое холодное время года с минимальной среднесуточной температурой около 14°С приходится на декабрь, а самое жаркое — не на период летних дождей, а на март, когда температура поднимается до 40°С и более. В течение периода дождей, с мая по сентябрь-октябрь, температура снова снижается до средних величин (25—30°С). Кроме того, происходят колебания температуры в течение суток; они тем значительнее (до 15°С), чем более удален тот или иной пункт от экватора.

Восточноафриканские области, расположенные около экватора, занимают особое положение — это области пассатов. И хотя южный пассат приносит влагу, дожди выпадают только на наветренных сторонах гор, тогда как подветренные стороны и районы за горами остаются сухими. За год в южной Эфиопии, Сомали и Кении в течение двух ясно выраженных дождливых периодов выпадает всего 500 мм осадков (климадиаграмма Оддура, стр. 117).

Несмотря на то что в Южной Америке обнаруживаются те же климатические области, что и в Африке, в их расположении гораздо труднее выявить зональность (см. карту, стр. 118). Здесь на климат сильно влияют пассаты, которые на протяжении всего года дуют сюда с теплых районов Атлантики. Севернее экваториальной области Амазонки, ограниченная с востока и запада постоянно влажными территориями, расположена область с летним влажным периодом; центр ее находится в бассейне Ориноко. Зимой эта область подвержена





влиянию сухих воздушных потоков юго-восточного пассата, однако летом экваториальная область низкого атмосферного давления смещается на север и приносит в бассейн Ориноко очень обильные осадки (900—1500 мм); река выходит из берегов и затопляет обширные пространства. Очень сухая местность, защищенная прибрежными горами от приносящего дожди юго-восточного пассата, расположена на северо-востоке Бразилии. Здесь в среднем за полгода выпадает от 700 до 800 мм осадков.

**Почвы.** Для тропических районов, где чередуются сухие и влажные периоды, большое значение имеют латеритные почвы, о которых мы уже говорили (см. стр. 96). В рассматриваемой климатической зоне сильно проявляется одно из отрицательных свойств этих почв: при их высыхании образуется очень крепкая, не размягчающаяся в дальнейшем корка, сквозь которую корни не в состоянии пробиться. В этом заключается одна из причин, затрудняющих зарастание раскорчеванных и эродированных территорий.

В сухих (аридных) районах встречаются почвы, имеющие окраску от буро-красной до красно-коричневой; они не столь мощны, как латеритные.

Наряду с латеритными почвами в низинах и речных низменностях обнаруживаются темные, но не слишком богатые гумусом тропические глинистые почвы. Мощность их верхнего слоя — его окраска от темно-серой до почти черной — может

*Латеритные почвы, характерные для тропических районов, особенно хорошо заметны там, где нет растительного покрова.*

достигать 150 см. Эти почвы имеют некоторые ценные свойства, такие, как слабощелочная реакция и рыхлая структура, однако при сильном увлажнении они плохо проветриваются, и деревья на них редко растут (или не растут вовсе).

В тех областях Африки, где развиваются сухие леса, во многих местах можно встретить и древние песчаные почвы; их возникновение, очевидно, связано с близким расположением пустынь (развевание). По окраске и свойствам песчаные почвы сравнимы с латеритными, что объясняется воздействием на них одних и тех же климатических факторов. В Судане такие почвы считаются плодородными: там они мощные и хорошо сохраняют воду, поэтому в них хорошо развиваются корневые системы растений.

### Приспособления к засушливым периодам

Облиственные в период дождей тропические леса представляют собой первое звено в цепи растительных формаций, в которых влияние сухого времени года очень заметно благодаря листопаду. К концу засушливого периода, который может продолжаться не более пяти месяцев, деревья в них почти полностью теряют листву. Если же засуха длится пять-семь месяцев, то это явление характерно уже для облиственного в период дождей сухого леса (саванного редколесья) с более редким древостоем, в состав которого входит значительно больше засухоустойчивых древесных пород. Сухой лес сменяется саванной — формацией, переходной от леса к травянистым растительным сообществам. Там же, где осадков выпадает еще меньше, а засушливый период продолжается семь-десять месяцев, развиваются сообщества колючего редколесья.

Если для экваториального дождевого леса характерна сплошная сомкнутость крон деревьев, то у тропических лесов, облиственных в период дождей, она нарушена. Это объясняется тем, что деревья — а следовательно, лес в целом — в первую очередь реагируют на уменьшение количества осадков, предъявляя совершенно иные требования к наличию в почве влаги, чем травы, растущие при тех же условиях. Листва деревьев имеет значительно большую транспирирующую поверхность, чем листва кустарников или трав, к тому же она удалена от почвы на большее расстояние. Интенсивность транспирации не в последнюю очередь зависит от движения воздуха, а на уровне крон воздух более подвижен, чем у поверхности земли. Чем меньше воды получает растение из почвы взамен потерянной при транспирации, тем хуже условия для произрастания деревьев. Следовательно, деревья зоны тропических областей с летним влажным







Южноамериканские стеблевые суккуленты *Cavanillesia arborea* особенно хорошо заметны в сафари во время засухи.

периодом должны обладать особыми приспособлениями к перенесению продолжительных периодов засухи, чтобы все-таки расти, невзирая на неблагоприятный климат. Эти приспособления связаны с запасанием воды и уменьшением ее потерь.

Чтобы ограничить транспирацию, многие деревья во время засухи сбрасывают листву. Это явление — листопад — известно и в наших широтах. Но такое сравнение допустимо лишь постольку, поскольку в обеих климатических зонах деревья в безлистном состоянии переносят неблагоприятное для них время года. Однако если лиственные деревья умеренных широт в силу присущего им ритма обмена веществ теряют зимой листву независимо от условий внешней среды, то деревья тропических видов остаются зелеными в тех случаях, когда период засухи выпадает или когда в почве накапливаются достаточные запасы влаги. Внешний вид, который сухой тропический лес имеет ко времени наступления засухи, то есть периода покоя, совершенно не сравним с тем, что представляет собой зимой лиственный лес Европы. Отдельные, растущие вблизи водоемов деревья, способные сбрасывать листву, из-за того, что они вполне обеспечены водой, могут еще оставаться зелеными, тогда как в сухих местообитаниях деревья тех же видов уже не имеют листьев. Пестрота этой картины усиливается еще и тем, что некоторые виды деревьев никогда не теряют листву одновременно. Одни из них сбрасывают листву до того, как закончится период дождей,

у других листопад продолжается очень долго, а у третьих листья опадают лишь в конце засушливого периода, когда уже распускаются новые почки.

Листья вечнозеленых растений засухоустойчивы. У них имеются приспособления для ограничения транспирации, например толстая кутикула или погруженные, защищенные от ветра устьица. Небольшие размеры листьев также оказываются предпочтительными. Развитие элементов механических тканей в листовых пластинках делает пластинки плотными и предохраняет от деформаций при потере влаги; такие листья шелестят на ветру, словно жестяные. Примером может служить *Roupala complicata* из семейства протейных — характерное дерево льяносов Южной Америки. Крупные листья этого летнезеленого дерева обычно перисто-раздельные или перисто-рассеченные; кроме того, они могут принимать такое положение, при котором на их поверхность почти не падает прямой солнечный свет. Перистые листья развиваются у очень многих растений (у мимозовых, цезальпиниевых и др.). В колючекустарниковых саваннах часто встречаются деревья и кустарники, листья которых редуцированы или превратились в колючки (многие африканские акации, кактусы и др.). Ассимилируют в этих случаях зеленые стебли, к тому же часто становящиеся мясистыми (так называемая суккулентность).

Защищенными от излишней транспирации оказываются и органы, находящиеся в покое, в частности почки; их покровы из хорошо развитых чешуй напоминают те, что присущи перезимовывающим почкам лиственных деревьев умеренных широт.

Мощная корка невысоких, обильно ветвящихся, нередко очень толстых стволов деревьев саванн, которая, например, у *Cussonia barteri* может достигать толщины 32 мм, предотвращает потери влаги и защищает растения от огня. Во время лесных пожаров корка обугливается лишь снаружи, внутренние же ткани ствола, и прежде всего камбий, благодаря плохой теплопроводности корки не страдают. Надземные органы кустарников при пожарах выгорают, но находящиеся близ поверхности почвы так называемые спящие (покоящиеся) почки образуют новые побеги, что и приводит к регенерации растений; это особенно характерно для акаций.

Следующая особенность деревьев саванн — их уплощенные дисковидные или зонтиковидные кроны. Деревья противостоят как механическому, так и иссушающему воздействию ветров, беспрестанно дующих в течение всего засушливого периода, подставляя ветру край кроны, то есть минимальную ее поверхность. Самый известный пример таких деревьев — зонтиковидные акации (*Acacia spirocarpa*



Лагерстремия красивая  
*Lagerstroemia speciosa*



Эбеновое дерево  
*Diospyros ebenum*



Тиковое дерево  
*Tectona grandis*



*Abrus precatorius*



*Derris elliptica*



Акация перистая  
*Acacia pennata*



и др.). При сходных условиях внешней среды зонтиковидные кроны образуются и у других мимозовых, а также у деревьев из иных семейств (Burseraceae, Caesalpiniaceae, Myrtaceae, Anacardiaceae).

Другой путь приспособления к перенесению засухи — способность запасать воду (суккулентность) — привел к возникновению очень своеобразного облика растений, особенно деревьев. Суккулентность широко распространена у растений зоны, характеризующейся периодическими засухами, особенно в тех ее частях, где бывает два периода дождей. Среди травянистых растений чаще, чем среди деревьев, встречаются виды, представители которых запасают воду в листьях (листовые суккуленты). К травянистым растениям относятся многие виды, выращиваемые у нас как комнатные декоративные (алоэ, сансеvierия, каланхоэ, толстянка). Кактусы известны как растения, запасующие воду в стеблях (стеблевые суккуленты). Кактусовидная форма растений других семейств (молочайных, сложноцветных, ластовневых) тоже служит приспособлением к аналогичным условиям внешней среды. Древовидные, разветвленные, словно канделябры, цереусы хотя и выглядят как деревья, но не оставляют никакого сомнения в своей принадлежности к семейству кактусовых. Из деревьев, которые запасают воду в стволе и имеют весьма примечательный внешний вид, наибольшую известность получил африканский баобаб (*Adansonia digitata*). При общей высоте дерева в 20 м его ствол в обхвате также порой достигает 20 м, а запас воды, хранящийся в его мягкой древесине, по оценкам, превышает 120 000 л. В Австралии растут бутылочные деревья (*Brachychiton*), а в Южной Америке — каваниллезии (*Cavanillesia*), во вздутых стволах которых находится вода. Этой же цели служит огромная подземная система побегов южноамериканского кустарника *Andira laurifolia*. Его корневища толщиной с руку, словно подземное дерево, пронизывают почву на большой площади (до 10 м в поперечнике), а над поверхностью земли видны только тонкие ветви.

В светлых саванновых лесах, главным образом в Южной Америке, нередко можно встретить растения, живущие на деревьях, то есть эпифиты. Среди них больше всего орхидных и бромелиевых. Так как эпифиты развиваются не на почве и к тому же подвергаются интенсивному солнечному облучению, их обеспеченность водой крайне низка. Этим объясняется их ясно выраженное ксероморфное строение. Они не только запасают воду (суккулентность у орхидных, резервуары воды — у осно-

Растения муссонных лесов



ваний листьев у бромелиевых), но для них также характерны жесткие кожистые листья. К эпифитам этой зоны относятся и папоротники, листья которых в период засухи способны подсыхать, но при увлажнении снова оживают.

Ремнецветниковые (Loranthaceae) — это семейство паразитических цветковых растений, представители которого встречаются преимущественно в сухих лесных и кустарниковых сообществах. Они хорошо заметны лишь тогда, когда распускают свои яркие цветки среди ветвей колючих кустарников или деревьев сухих лесов.

Наряду с деревьями для зоны тропических областей с летним влажным периодом характерны злаки. В саваннах они распространены прежде всего потому, что им почти не страшны пожары: почки возобновления, находящиеся выше уровня почвы, хорошо защищены от огня многочисленными старыми листовыми влагалищами, при этом главную защитную роль играют самые наружные, обуглившиеся. Наиболее распространенные здесь виды устойчивых против выгорания злаков относятся прежде всего к роду бородач (*Andropogon*).

Цветение и плодоношение растений здесь также приспособлено к смене сухих и влажных периодов. Если растения способны хранить питательные вещества (это относится в первую очередь к деревьям), то цветение происходит в сухой период. Тогда питательные вещества, интенсивно вырабатываемые растением в течение периода дождей, используются для образования плодов. Обычно в конце засушливого периода цветут и некоторые травянистые растения; для этого они получают питательные вещества и воду из своих подземных запасующих органов (луковиц, клубней). Цветение трав тем обильнее, чем лучше они обеспечены водой. Поэтому не удивительно, что вскоре после первых дождей наступает пышное цветение покрывающих почву травянистых растений.

## Летнезеленые тропические леса

Летнезеленые тропические леса распространены главным образом в областях, где дуют муссоны, поэтому их называют также муссонными лесами. Когда деревья покрыты листвой, эти леса очень похожи на вечнозеленые или полулистопадные тропические леса, но они гораздо светлее. В них может быть хорошо развит и сомкнутый ярус кустарников. Значительная часть видов этого подлеска — вечнозеленые растения, и, хотя во время засухи верхние ярусы леса выглядят голыми и серыми, нижний ярус такого муссонного леса, называемого влажным, частично остается зеленым. А если

в древостое имеются и виды, у которых листопад происходит медленно или листва распускается до начала дождей, то такие леса и во время засухи не производят впечатления безжизненных. Несомненно, этому способствуют и часто встречающиеся лианы и эпифиты. Но видовой состав деревьев здесь гораздо беднее, чем в тропическом дождевом лесу. Отличить эти разные типы леса один от другого можно также по преобладанию в древостое определенных видов.

Наиболее распространен тиковый лес, для которого характерно тиковое (или тэйковое) дерево (*Tectona grandis*). Деревья этого вида можно считать существенным компонентом летнезеленых лесов Индии, Бирмы, Таиланда и относительно сухих областей восточной Явы. В Индии, где еще сохранились очень небольшие участки этих естественных зональных лесов, вместе с тиковым деревом растут главным образом эбеновые деревья (*Diospyros melanoxylon* и *Diospyros ebenum*) и мараду, или индийский лавр (*Terminalia tomentosa*); все эти виды дают ценную древесину. Но особенно большим спросом пользуется древесина тикового дерева, обладающая рядом ценных свойств: она тверда, устойчива против грибов и термитов, а также слабо реагирует на изменения влажности, температуры. Поэтому лесоводы специально выращивают тиковое дерево (также в Африке и в Южной Америке). Муссонные леса наиболее хорошо исследованы в Бирме и Таиланде. В них наряду с тиковым деревом встречаются *Pentacme suavis*, *Dalbergia paniculata*, *Tectona hamiltoniana*, чья древесина крепче и тяжелее древесины тикового дерева, затем дающая лубяные волокна *Bauhinia racemosa*, *Callesium grande*, *Ziziphus jujuba*, *Holarrhena dysenterica* с белой мягкой древесиной, используемой для токарных работ и резьбы по дереву. В ярусе кустарников растет один из видов бамбуков — *Dendrocalamus strictus*. Ярус трав состоит преимущественно из злаков, среди которых господствует бородач (*Andropogon*).

На востоке Явы тиковый лес называют «джатилес», но до сих пор не известно, представляет ли собой тиковое дерево («дерево джати») исконный элемент местной флоры. Возможно, что этот вид был завезен на Яву из Индии. Во время засухи среди спутников тикового дерева в первую очередь хорошо заметны вечнозеленые деревья: цветущая огненно-красными цветками *Butea monosperma*, имеющая зонтиковидную крону *Albizzia stipulata*, *Schleichera trijuga*, а также *Albizzia procera*, ствол которой покрыт белой коркой. Назовем также *Phyllanthus emblica*, *Ficus hispida* и некоторые лианы, например *Derris elliptica*, корни которой содержат инсектицид (ротенон), ядовитый и для рыб. Встречаются *Acacia pennata* и *Abrus precatorius*, чьи кораллово-красные с



черным пятном семена жители Индии используют в качестве единицы веса, а буддисты — как четки.

Главным образом в Бирме, в относительно сухих местообитаниях, где мощность почвенного слоя невелика, встречаются леса с *Pentacme suavis* и леса, для которых характерен *Dipterocarpus tuberculatus*. Некоторые второстепенные виды этих лесных растительных сообществ специально разводят ради ценной древесины. Таковы бирманское железное дерево (*Xylia xylocarpa*), древесина которого очень плотная, жесткая и, что особенно важно, не поддается разрушению термитами; индийский лавр (*Terminalia tomentosa*); черное миробалановое дерево (*Terminalia chebula*), древесина которого долговечна и ценится как материал для изготовления мебели и некоторых сельскохозяйственных машин; священное дерево индусов *Antelaea azidarachta* с древесиной типа красного дерева (используется скульпторами и изготовителями фанеры); лагерстремия красивая (*Lagerstroemia speciosa*). Из чилибухи (*Strychnos nuxvomica*) получают стрихнин и ценную древесину, противостоящую повреждению термитами. Здесь, как и в тиковом лесу, в подлеске растет бамбук; вместе с ним встречается короткоствольная пальма *Phoenix acaulis*.

Летнезеленые высокоствольные леса имеются местами также на Американском континенте. По внешнему виду центральноамериканские влажные леса мало отличаются от восточноазиатских. Здесь также растут деревья высотой 25—35 м, может быть развит и ярус вечнозеленых кустарников. В лесах прибрежных областей Гватемалы, Сальвадора, Никарагуа и Панамы главную роль играют *Ceiba pentandra* (капоковое, или шерстяное, дерево), *Enterolobium cyclocarpum* и *E. saman*, *Terminalia obovata* и *Anacardium excelsum*, а в кустарниковом ярусе растут колючая пальма *Bactris subglobosa* и виды *Coccoloba*. Подобные леса, отчасти даже вечнозеленые, имеются и на Антильских островах, но, к сожалению, там они подверглись столь сильному воздействию человека, что о них не имеет смысла и говорить.

## Тропическая влажная саванна

Обширная область тропических и субтропических лесов всегда была малонаселенной. Увеличение плотности населения неизбежно связано со сведением леса: эта мера позволяет высвободить площади, пригодные для постройки жилищ и для сельскохозяйственной деятельности, необходимой для жизни человека. Повсюду на Земле полулистопадные и влажные летнезеленые леса всех типов подверглись сильному изменению или даже вовсе уничтожены там, где в результате выжигания леса почва стала

пригодной для земледелия и скотоводства. Они пострадали больше, чем вечнозеленые дождевые леса, поскольку зимой они сухие и лишены листвы и их легче раскорчевывать и сжигать. Они также предпочтительнее для сельского хозяйства, чем сухие леса, так как в зоне влажных, зеленых во время дождей лесов период дождей наступает регулярнее и продолжается дольше. В этих областях распространена примитивная форма ведения хозяйства — так называемая переложная система земледелия, приводящая к обеднению и изменению растительного покрова. Через два-четыре года верхний слой почвы настолько вымывается и лишается питательных веществ, что становится непригодным для экстенсивного сельскохозяйственного использования. Старые поля забрасываются, а новые площади, до этого занятые лесом, расчищаются. Многократные раскорчевка и сжигание деревьев на таких площадях, через некоторое время покрывающихся вторичными лесами, в конце концов приводят к уничтожению лесов с сомкнутым древесным пологом. Примеры тому имеются на всех континентах, где есть область с таким климатом. Правда, на таких выщелоченных почвах способны развиваться злаки и отдельно стоящие деревья. Так появляются заросшие травами территории, где местами растут отдельные деревья; внешне эти растительные сообщества похожи на саванны, но это вовсе не изначальные естественные фитоценозы. В настоящее время такие саванны, созданные человеком, занимают значительные площади.

Огонь используется не только для сведения леса; выжигание очень важно и для того, чтобы не допускать зарастания лесом открытых пространств с травянистым покровом. Злаки огонь не уничтожает — более того, после пожаров они развиваются быстрее и лучше (из-за большей теплоемкости почв, ставших черными). Огонь также убивает паразитов и возбудителей болезней, что, несомненно, тоже побуждает местных жителей поджигать саванны.

В Африке тропический дождевой лес уже повсюду непосредственно граничит с такими открытыми растительными сообществами, хотя количество осадков и их распределение на протяжении года могли бы создать благоприятные условия для развития здесь относительно влажного тропического леса, облиственного во время летнего периода дождей. То же можно сказать и об Индии, где изначально не было больших открытых, поросших злаками пространств; они появились только в итоге деятельности человека. Из деревьев выживают лишь те, что почти не повреждаются во время пожаров.

Так на территориях, которые в естественных условиях должны быть заняты лесами, под влияни-



ем деятельности человека появились «влажные саванны»; их почти невозможно отличить от природных саванн, существование которых обусловлено климатом. Но во всех случаях для растительного покрова саванн характерны злаки и деревья. Однако требования, предъявляемые злаками и деревьями к условиям внешней среды, в значительной мере взаимоисключающи. На первый взгляд может показаться странным, что эти антагонисты в саванне сосуществуют. Между тем их совместное произрастание и составляет сущность саванны как растительного сообщества.

Известно, что деревья регулируют свою транспирацию, закрывая находящиеся на нижних сторонах листьев устьичные щели во время засухи и при низкой влажности воздуха, но открывая их, когда воды вдоволь. Достаточно самых незначительных колебаний в обеспеченности растений водой, чтобы произошла соответствующая реакция. Однако, несмотря на все защитные приспособления, деревья транспирируют и в засушливый период. И хотя при этом теряется очень мало воды, ее потери необходимо возместить из почвенных запасов.

Совершенно по-иному ведут себя злаки. Они не ограничивают транспирацию, а это при недостатке воды приводит, как бывает и в умеренных широтах, к «выгоранию». Особенно быстро желтеют и засыхают молодые, недавно ставшие открытыми участки. Однако отмирают лишь листья; корневые системы и почки возобновления хорошо защищены от высыхания, поскольку находятся под покровом из засохших листьев. Разумеется, во время засухи и злаки нуждаются в воде, но ее требуется гораздо меньше, чем деревьям.

Различия в образе жизни и в приспособлениях к условиям существования между деревьями и злаками находят отражение и в неодинаковом развитии корневых систем, а также в требованиях к почвам. Широко разрастающиеся и нередко глубоко проникающие корневые системы деревьев способны пронизывать грубые каменистые и скалистые субстраты, чтобы извлечь из них воду. Так, корни акации витой (*Acacia tortilis*) можно обнаружить на расстоянии 50 м от ствола! Злаки же — и это естественно — расположены близко друг к другу, корневая система отдельного экземпляра лишь ненамного распространяется в стороны. Поэтому весь объем имеющейся в распоряжении растений почвы должен быть максимально густо пронизан их корнями, а это возможно только в случаях, если почва тонкозернистая. На почвах с грубой структурой возможности для существования злаков хуже и потому, что вода легко просачивается в более глубокие слои. Здесь могут расти только деревья или кустарники. На тонкозернистых почвах преобладание злаков или

деревьев или же «равновесие» между ними определяется количеством выпадающих в течение лета осадков. Там, где выпадает менее 500 мм осадков в год, растут преимущественно злаки. Они поглощают влагу из верхних слоев почвы, поэтому в более глубокие слои она почти не попадает. Там же, где количество осадков превышает 500 мм в год, преобладают деревья — они затеняют злаки и тем самым ослабляют их развитие.

Разнообразные влажные саванны занимают сравнительно большие пространства в Западной Африке, в так называемой Гвинея-зоне. Тип растительности, также именуемый Гвинея-саванной, распространен к северу от области тропических дождевых лесов — от Гвинеи через северную Нигерию до южного Судана. Между южными и северными районами саванны существуют различия. Лесная саванна граничит с островками тропического высокоствольного леса и развивается в местах, где выпадает много осадков (ср. климатодиаграмму Фаридпура, стр. 116). К этому узкому поясу примыкает собственно Гвинея-саванна, на севере граничащая с сухой саванной. Ее также можно подразделить в зависимости от особенностей климата тех или иных территорий. Южнее области тропических дождевых лесов тоже прослеживается зональное подразделение саванны (бассейн Конго — юго-восточный Габон — Катанга).

Соседство тропических лесов сказывается на видовом составе деревьев влажных саванн. Вместе с тем они тесно связаны и с соседними сухими лесами.

*Сосна тропическая (Pinus tropicalis) — один из самых обычных видов сосново-дубовых саванн Кубы*



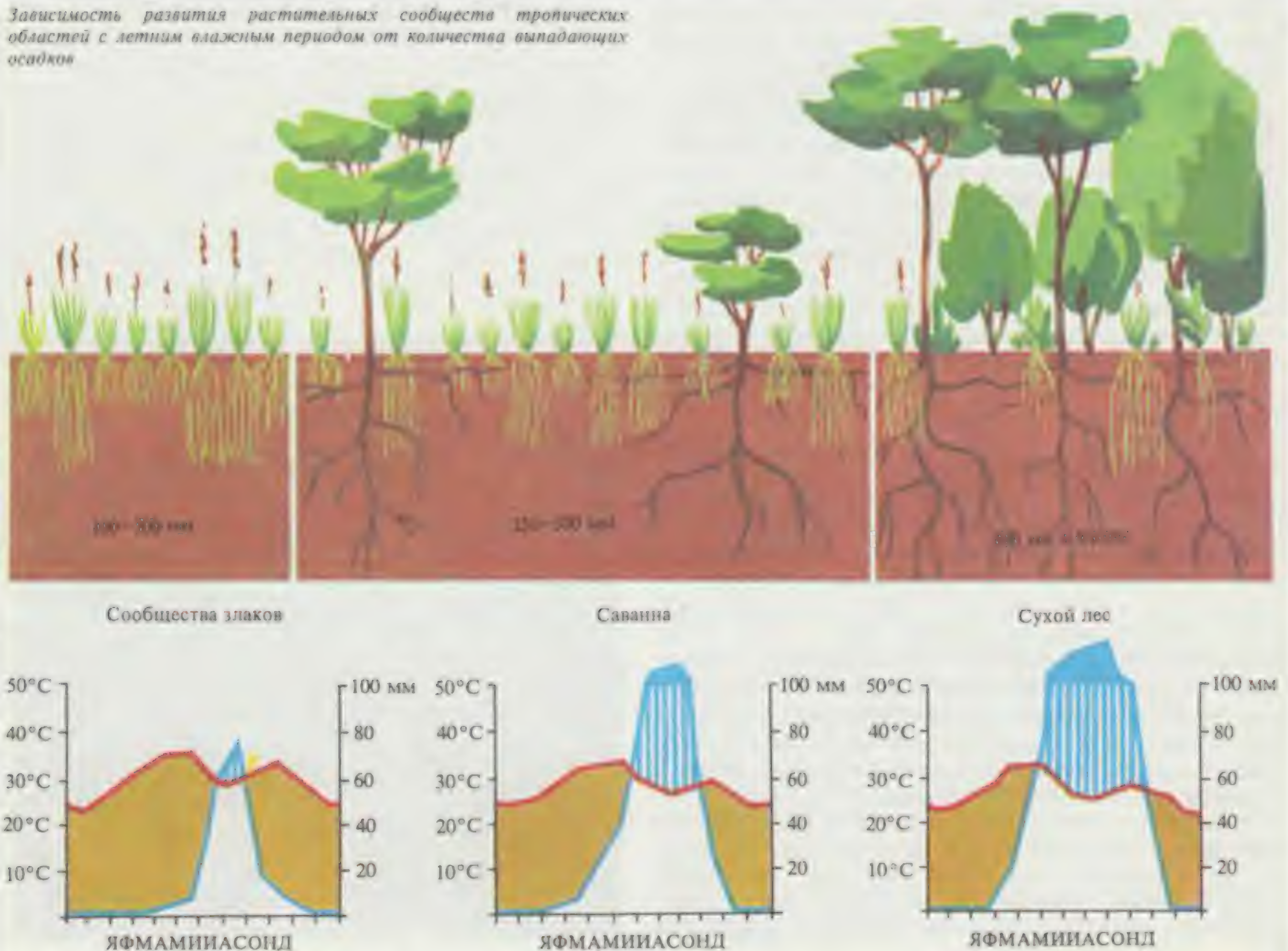


Поэтому во влажной саванне можно встретить наряду с видами родов, представленных в дождевых лесах (*Daniella*, *Cophira*, *Nauclea*), виды типичных родов сухих лесов. В сравнительно сухих северных районах Гвинея-зоны имеются переходные к сухим лесам небольшие леса из *Isoberlinia*, в составе которых преобладают виды семейства цезальпиниевых. Помимо характерных *Isoberlinia dalzielii* и *Isoberlinia doka* здесь растут *Butyrospermum parkii* (масляное дерево), *Piliostigma thonningii* и *Azelia africana* — дерево-кошелек, названное так путешественниками за своеобразные плоды. Эти деревья растут вместе с высокими злаками. Злаки во влажной саванне могут образовывать и чисто травяные сообщества, если для роста деревьев нет благоприятных условий, что, например, может быть связано с особенностями почв. Высокородные злаки представлены значительным числом видов, относящихся лишь к немногим родам. Самый высо-

кий — от 2 до 5 м — ярус злаков образуют виды родов *Hyparrhenia* и *Andropogon*; они покрывают до 80% поверхности почвы. Примечательны широкие листья этих злаков. В ярус высотой 50—150 см входят виды, относящиеся к родам подсемейства просовых — *Panicum* и *Setaria*, а также виды родов *Chloris*, *Schizachyrium* и др. Имеются и травянистые растения из других семейств, но по сравнению со злаками их значение несущественно.

**Сосново-дубовые саванны.** Любопытно, что в центральноамериканском регионе в саваннах растут сосны и дубы. К их числу относятся сосны карибская (*Pinus caribaea*), тропическая (*Pinus tropicalis*), кубинская (*Pinus cubensis*) и дуб виргинский (*Quercus virginiana*) сосново-дубовых саванн Кубы. На западе Кубы деревья, растущие в этих саваннах, образуют также сомкнутые леса, для которых характерен кустарниковый ярус из многих представителей семейства Melastomataceae, например *Clidemia hirta*.

Зависимость развития растительных сообществ тропических областей с летним влажным периодом от количества выпадающих осадков





К категории влажных саванн, появившихся в результате деятельности человека, следует отнести и редколесные кампы (*campos cerrados*), занимающие большие пространства в Бразилии (в штатах Пиауи, Гояс и Баия).

## Тропические сухие леса и сухие саванны

Под общим названием «сухие тропические леса» понимают те сухие леса, которые бывают облитвенными в течение периода дождей. А из-за того что они часто перемежаются с сухими саваннами (обширными, поросшими злаками территориями, на которых встречаются отдельно стоящие деревья), их называют саванновыми лесами.

Африканский сухой лес очень образно описал геоботаник Пассарж: «Голым, мертвым, коричневым и желтым выглядит такой лес во время засушливого периода, земля чернеет от золы обгоревших злаков, стволы деревьев покрыты копотью. Жаркий поток лучей тропического солнца пронизывает ландшафт, где почти нет тени. Но как раз в то время, когда сухость и жара особенно сильны, когда все раскалено и засыхает, многие деревья покрываются светло-зеленой, блестящей, словно лакированная, листвой; образуются длинные соцветия-сережки, их мелкие цветки опыляются ветром, а крупные цветки других деревьев распространяют одурманивающий аромат. Когда же приходят грозы и на землю с шумом низвергаются дожди, поразительно быстро начинают расти злаки и другие травянистые растения, прежде голые деревья покрываются листвой, все цветет и благоухает и множество насекомых гудит и порхает в воздухе».

В таких сухих лесах различают четыре основных типа, на которых мы остановимся несколько подробнее.

**Лес миомбо.** Формация, находящаяся на юге Центральной Африки (между 5 и 20° ю. ш.) от Анголы через Замбию до Мозамбика и местами прерываемая участками сухих лесов других типов, — это лес миомбо. В соответствии с рельефом этой части Африки лес миомбо встречается на высотах 800—1800 м над уровнем моря, определяя основные черты растительного покрова.

Для леса миомбо наиболее характерны деревья видов рода *Brachystegia* из семейства цезальпиниевых (африканское название рода — миомбо, откуда и идет название этого типа леса). Широкое распространение леса и его способность конкурировать



Масляное дерево  
*Butyrospermum parkii*



*Colophospermum mopane*



*Afzelia africana*  
(плод в разрезе)



*Piliostigma thonningii*





Профиль, проведенный через сухой лес мопане на юго-западе Африки (по Кнарр)

вать с другими растительными сообществами объясняются тем, что он может расти на самых разных, подчас малопригодных для растений почвах, в частности, скалистых склонах. Кроме того, как миомбо, так и большинство сопутствующих этому дереву растений исключительно устойчивы против пожаров, поэтому такие леса почти никогда не бывают разрежены из-за выгорания. Лишь изредка высота деревьев превышает 20 м. Несмотря на все более интенсивное освоение и индустриализацию африканских стран, леса миомбо подверглись сравнительно слабому воздействию и весьма пригодны для поддержания сохранности природных ландшафтов (защита от эрозии).

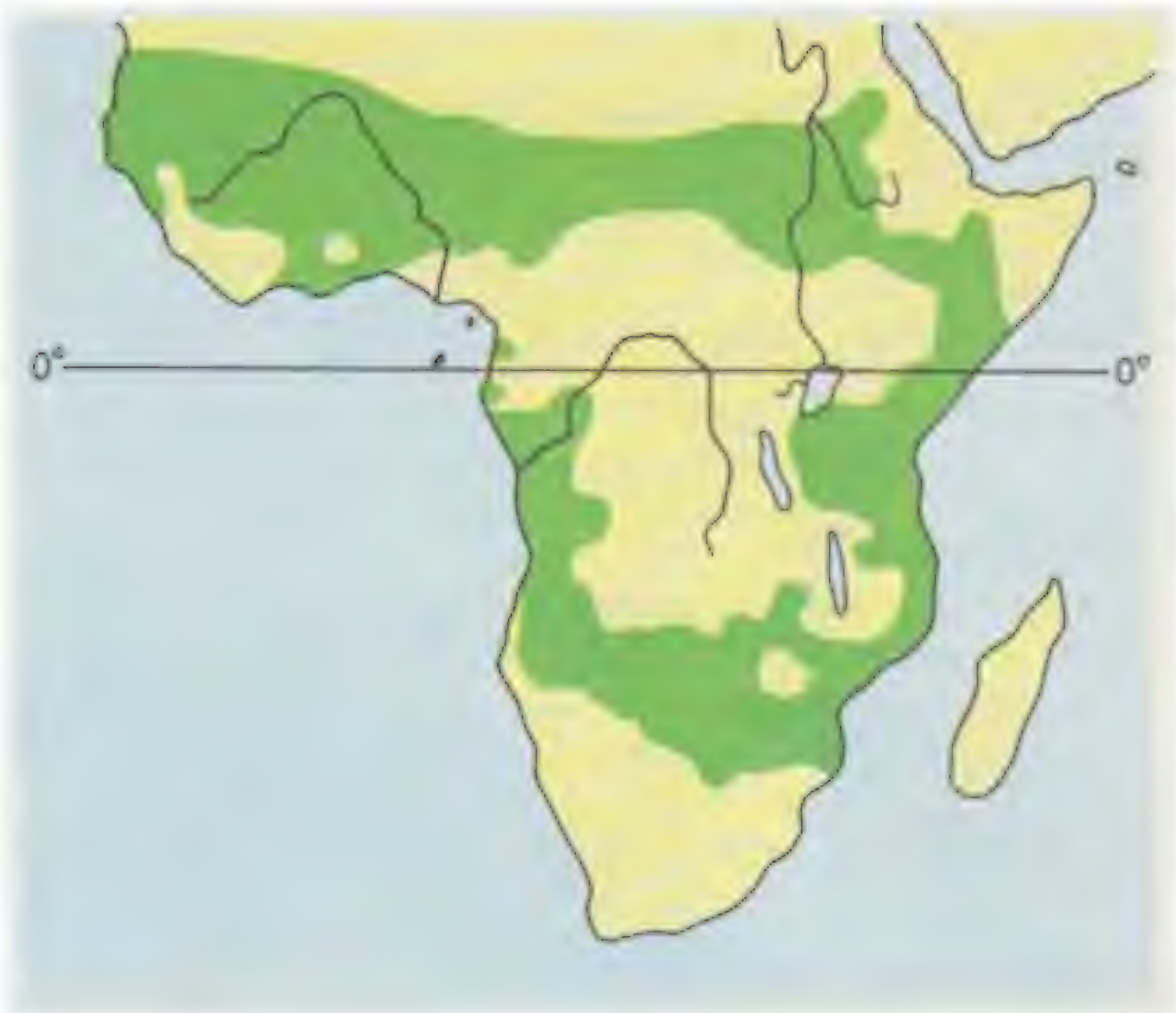
**Сухие леса мопане.** Зона лесов миомбо, где осадков относительно много (700—1300 мм в год), между 10 и 25° ю. ш. примыкает к области сухих лесов мопане. Для этого типа леса благоприятными оказываются климатические условия Намибии, Анголы, Зимбабве, Замбии, Трансвааля и Мозамбика. Здесь примерно за четыре месяца выпадает 400—800 мм осадков.

Дерево мопане (*Colophospermum mopane*) — характерный вид этих лесов — пожалуй, единственный пример таких деревьев зоны тропических областей с летним влажным периодом, которые почти полностью господствуют в древостое (90%). Отдельные деревья стоят довольно редко, сопровождающие их растения также покрывают почву не полностью. Крупные, ярко-зеленые, очень характерные для мопане листья долго остаются на ветвях и в засушливый период. В зависимости от условий местообитания мопане достигают 5—17 м в высоту. Внешне это дерево напоминает центральноевропей-

ский дуб: как и у дуба, корка у него серая, с продольными трещинами, а листва осенью бледнеет. Установлено, что сухие леса мопане — отличные пастбища для крупного рогатого скота. Богатые белками листья (12,6% белка) охотно поедают коровы. Для слонов эти листья — лакомство, а антилопы едят даже сухую листву.

**Сухие баобабовые леса.** Одно из самых примечательных деревьев Африки, для которого характерны широко раскинувшиеся ветви и толстый ствол, — баобаб, или хлебное дерево обезьян (*Adansonia digitata*). Во многих областях континента

Распространение баобаба (*Adansonia digitata*) в саваннах, расположенных севернее и южнее экваториальной зоны Африки (по Кнарр)





(карта распространения на стр. 128) баобаб вместе с другими древесными породами образует богатые видами сухие баобабовые леса. В них под редко расположенными деревьями развивается ярус кустарников, гораздо более обильный и более богатый видами, чем кустарниковый ярус лесов мопане. Сухие баобабовые леса очень требовательны к почвам. Лучше всего они развиваются в местообитаниях, где почвы легкие и богаты питательными веществами.

Баобаб играет важную роль в жизни человека, поэтому его часто можно встретить близ населенных пунктов — иногда как реликтовое растение прежнего растительного сообщества, а иногда и как специально выращенное. Интерес, который люди проявляют к баобабу, основывается не столько на его необыкновенном внешнем виде, сколько на многочисленных, полезных для людей особенностях. Семена содержат до 15% жира, и их, как и мякоть плода, едят. Молодые листья употребляют как овощи. Из коры получают добротное лыко. Используется баобаб и в народной медицине: мякоть плода успешно применяется как лекарство против лихорадки и дизентерии.

Сухие редколесья из деревьев рода *Combretum*. В районе Судана и в Восточной Африке на больших площадях встречаются сухие редколесья, состоящие в основном из деревьев рода *Combretum*; эти редколесья отчасти представляют собой ступени деградации других типов сухих лесов. В древостое таких редколесий значительное участие принимают виды рода *Combretum* и представители семейства бобовых.

У подножия Килиманджаро встречается особая форма таких редколесий — саванна типа фруктовых садов, или «садовая» саванна. Густой ярус злаков, достигающих двухметровой высоты, и обильно ветвящиеся, не превышающие 10 м в высоту деревья, широкие кроны которых, однако, никогда не смыкаются с кронами соседних деревьев, — все это наводит на сравнение с фруктовым садом. Бесспорно, к возникновению таких растительных сообществ причастен огонь, так как в тех случаях, когда пожаров не бывает, на этих местах развиваются заросли с баобабом; виды же рода *Combretum* — самые устойчивые против пожаров деревья. Этим и объясняется их господство в таких саваннах. Саванны типа фруктовых садов известны также в Центральной и Южной Америке. На Антильских островах и в Центральной Америке они представлены *Curatella-Byrsonima*-саваннами, в состав которых помимо *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* и других деревьев входит также дерево акажу (*Anacardium occidentale*). Кроме того, этот столь

характерный внешне тип саванн встречается в Восточном Перу — именно там и возникло название «садовая саванна», — а также в некоторых штатах Бразилии (Мату-Гросу, Баия, Минас-Жерайс). Здесь преобладает широко распространенная в Америке *Curatella americana*.

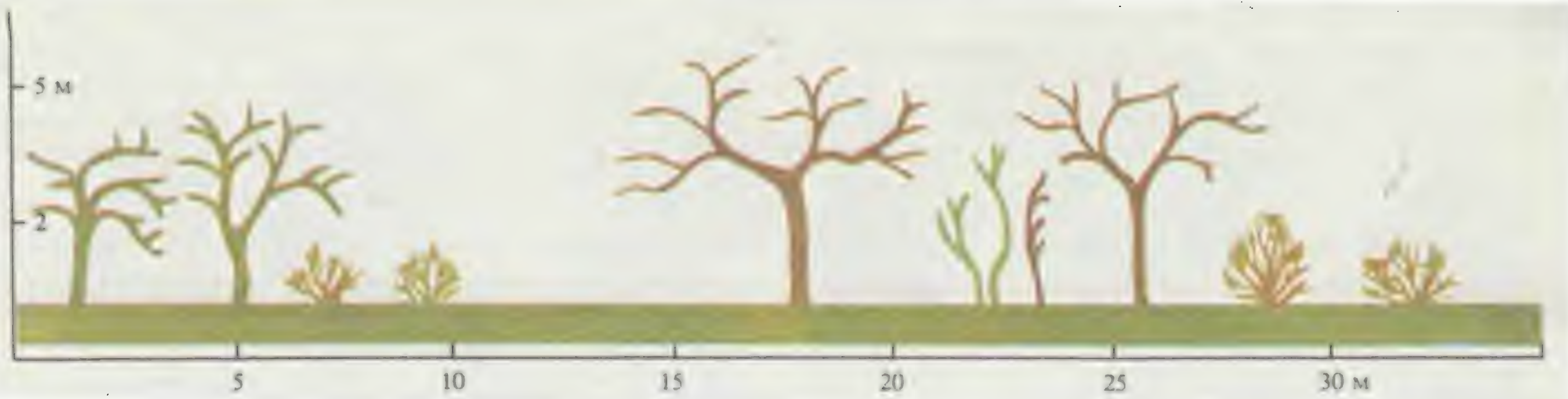
Сухие саванны. В начале этого раздела мы уже отмечали, что участки сухих лесов могут перемежаться с участками сухих саванн. И действительно, разграничить эти растительные формации очень трудно, поскольку всюду, где не развиваются сомкнутые сухие леса, имеются саванны, переходящие в сообщества кустарников или трав. Господствующие травы — злаки тех же видов, что растут в сухих лесах, причем из разных представителей господствующих здесь подсемейств просовых и сорговых в Африке всегда доминирует *Andropogon gayanus* (бородач). Он обладает высокими кормовыми качествами и выгоден для развития отгонно-пастбищного животноводства, так как даже в засуху засыхает не полностью, а с наступлением первых дождей очень быстро отрастает.

На переднем плане фотографии — *Руа* (семейство бромелиевых), листья которой защищены шипами.

Наряду с другими деревьями и кустарниками это растение характерно для южноамериканских колючекустарниковых саванн.







Профиль сухих колючекустарниковых зарослей Восточной Африки. Доминируют высокие и древовидные кустарники *Commiphora*, выделяющие мирру (по Кнапп).

В ряде африканских стран из-за опасения вызвать эрозию почв в последнее время запрещено выжигание саванны; предпринимаются даже меры, препятствующие распространению естественно возникающих пожаров. В результате этого территории, на которых выпас проводили интенсивно и нерационально, во многих местах покрылись зарослями кустарников. Площади, где скот уничтожил почти весь травянистый покров, оказались хорошими местообитаниями для прорастания семян кустарников и деревьев и для развития этих растений (речь идет преимущественно о колючих кустарниках-акациях, которые коровами не поедаются). Заросли колючих кустарников делают эти территории непригодными для выпаса. Пройдут десятилетия, и развитие растительного покрова может снова привести к становлению саванны.

## Колючекустарниковые саванны

С уменьшением количества осадков с 500 до 200 мм в год и менее при продолжительности засушливого периода восемь-десять месяцев роль деревьев в формировании растительного покрова снижается. Деревянистые растения все чаще оказываются представленными либо кустарниками, либо низкими, напоминающими кустарники деревьями. Большая часть их — растения с колючками или шипами, поэтому и говорят о колючекустарниковых саваннах, или зарослях колючих кустарников.

Сухие заросли кустарников, выделяющих мирру и ладан. В малонаселенных восточных и южных районах Африки (Сомали, Центральная Танзания, Ботсвана) еще встречаются колючекустарниковые саванны, которые почти не испытали влияния человека. Для африканских саванн такого типа

характерны заросли, в которых преобладают кустарники, выделяющие мирру. Это довольно густые заросли высотой 1,5—4 м; других растений под их пологом немного. Видовой состав кустарников разнообразен, но главную роль играют виды относящегося к семейству *Burseraceae* рода *Commiphora*. Многие из них в местах поранений выделяют смолу-мирру, употребляемую в основном для благовонных курений при религиозных обрядах, а ныне используемую и в медицине. Следует упомянуть также многие виды семейства каперовых, *Balanites aegyptiaca* (семейство парнолистниковых), богатые жиром плоды которого съедобны, *Salvadora persica* (семейство *Salvadoraceae*), чьи обрезанные и растрепанные на концах веточки используются в качестве зубных щеток, и некоторые суккуленты, из которых назовем *Euphorbia candelabrum* (молочай канделябровидный) и *Sansevieria cylindrica* (сансевьерию цилиндрическую).

Значительно меньшее место в растительном покрове колючекустарниковых саванн занимают заросли кустарников, состав которых хотя и близок к только что описанному, но где доминируют виды рода *Boswellia*. Из этих растений получают смолу ладан, еще с древних времен используемую как благовоние при отправлении религиозных обрядов.

Сухие заросли акаций. Значительно большие площади в области колючекустарниковых саванн занимают сухие заросли акаций, где растут всем известные акации с зонтиковидными кронами. Особенно распространены они в так называемой сахель-зоне, то есть в северной переходной полосе к полупустыням, а в Намибии — к району пустыни Калахари. В состав растительного покрова здесь входят также растения, свойственные сухим зарослям кустарников. К зонтиковидным — в узком смысле этого слова — акациям относятся *Acacia spirocarpa* и *Acacia giraffae*. Из других видов следует назвать *Acacia tortilis*, *Acacia senegal* и *Acacia nilotica*.

Как уже упоминалось, некоторые растения



колючекустарниковых саванн образуют ценные, используемые человеком органические вещества. Многие акации (особенно *Acacia senegal*) выделяют гуммиарабик — растворимую в воде клейкую камедь, которую экспортируют Сомали, Сенегал и Судан, где этот ценный вид акации даже специально выращивают.

**Каатинга.** В Южной Америке африканской колючекустарниковой саванне соответствует каатинга. Эти заросли колючих кустарников или колючие редколесья покрывают обширные территории сухих северо-восточных областей Бразилии. Каатинга — не что иное, как сообщество низких и средней высоты деревьев, между которыми растут колючие кустарники, представители семейства бромелиевых, имеющие листья с шипами, и кактусы. В зависимости от обилия в составе растительного покрова тех или иных деревянистых растений различают каатингу, где господствуют кустарники, и каатингу, где преобладают деревья. Сезонные изменения этих растительных сообществ подобны тем, что характеризуют и другие, уже описанные сухие леса. Существенную роль в составе древостоя играют некоторые роды бобовых, сумачовых и один из видов унаби (*Ziziphus joazeiro*, семейство крушиновых) — дерево, характерное для каатинги. Но наиболее примечательны бутылочные деревья (*Cavanillesia arborea*) с бочковидными, запасующими воду стволами диаметром до нескольких метров (рисунок на стр. 121). Встречаются также деревья с зонтиковидными кронами, например *Spondias lutea*. Здесь же растут и ценные каучуконосные растения из семейства молочайных — *Manihot dichotoma* и *Manihot glaciivii*. Наряду с гевеей (*Hevea*) последний вид относится к числу важнейших растений, дающих каучук (так называемый сеарá-каучук<sup>1</sup>). Из кактусов встречаются многочисленные виды рода *Cereus* — стройные, колонновидные растения. Бромелиевые здесь относительно редко представлены эпифитами (например, такими, как *Tillandsia usneoides*, свисающая с ветвей деревьев, подобно занавесу), но обычно крупными наземными растениями с жесткими, шиповатыми, остро-зубчатыми листьями (например, *Puya*). Обильно распространены и эпифитные орхидеи.

<sup>1</sup> По названию бразильского штата Сеарá.





## Сообщества зоны тропических областей с летним влажным периодом, зависящие от почв

**Галерейные леса.** В засушливых областях непосредственно вблизи рек и других водоемов можно видеть высокоствольные леса, в состав которых входят даже вечнозеленые растения. Благоприятная для роста деревьев влажность почвы, обусловленная соседством водоемов, позволяет видам, обитающим во влажных зонах, расти и в более сухих. Такие леса получили название галерейных.

**Парковые ландшафты.** Всюду, где участки однородных почв, подобно островам, вкраплены в площади, занятые почвами с другими особенностями, может развиваться растительный покров, напоминающий парк. В большинстве случаев речь идет об очень ровных территориях, с которых дождевая вода стекает крайне медленно (затопление) или же скапливается в понижениях рельефа, где и остается над глинистыми почвами, пока не испарится. Такие глинистые понижения, на которых развиваются болотные растения, в Африке называют влей. Незначительных повышений почвы, часто не более полуметра, бывает достаточно, чтобы почва оказалась выше уровня стоячей воды, и тогда здесь могут развиваться деревья. Такие возвышения могут возникать и в результате деятельности термитов. После того как эти насекомые покидают свои постройки, высота которых может измеряться метрами, термитники разрушаются и на их остатках вырастают деревья. Так возникает мозаичное чере-

В сухих и колючих кустарниковых зарослях Южной Америки кроме разнообразных кактусов особенно заметны и цветущие деревья. На фотографии — *Erythrina splendens*.



дование сообществ травянистых и деревянистых растений, называемое «термитной» саванной. Термиты разрыхляют почву на большую глубину, что благоприятствует развитию деревьев. Известны даже виды, приспособившиеся к существованию на разрушенных термитниках.

**Пальмовые саванны.** Одним из важных условий для возникновения пальмовых саванн тоже оказывается скопление дождевой влаги над водонепроницаемыми горизонтами. В местообитаниях с переменным увлажнением пальмы развиваются лучше, чем другие деревья. Особенно богаты видами пальмовые саванны центральноамериканского региона, включая Антильские острова. В Южной Америке эти растительные сообщества известны под названием palmares. Характерная пальма таких саванн — *Copernicia tectorum* — встречается либо в виде отдельно стоящих экземпляров, либо образует небольшие рощи. С ней вместе растут и другие лиственные деревья, такие, как уже упомянутые *Roupala* или *Byrsonima* и *Curatella americana*. На влажных, болотистых местах густые древостой может образовывать мавриكيةва пальма извилистая (*Mauritia flexuosa*). Другой вид этого рода — мавриكيةва пальма винная (*Mauritia vinifera*) — растет в затопляемых время от времени саваннах природной области Гран-Чако (на территориях Аргентины и Парагвая). Она считается одной из красивейших пальм, достигающей внушительной высоты — 40—50 м.

Для африканских пальмовых саванн характерны два вида — *Hurphaena thebaica* (дум-пальма) и *Borassus aethiopum*. Дум-пальма — важнейшее полезное растение засушливых областей вблизи Сахары. Пальмы *Borassus aethiopum* встречаются на затопляемых в течение продолжительного времени ровных пространствах влажной саванны; здесь между пальмами растут злаки метровой высоты. На особенно долго покрытых водой участках развиваются гигантские злаки, среди которых следует отметить слоновую траву (*Pennisetum purpureum*), достигающую 5 м в высоту, и не менее высокую траву антилоп (*Echinochloa pyramidalis*).

**Льяносы**<sup>1</sup>. Один из типов саванн, существование которых обусловлено особенностями почв, — это льяносы, находящиеся в бассейне Ориноко в Венесуэле. Речь идет об огромной равнине, возникшей на месте существовавшего в третичном периоде моря в

<sup>1</sup> От испанского llano (льяно) — равнина. И хотя llanos (льянос) — множественное число от llano, в отечественной ботанической литературе «льянос» обычно принимают как слово, стоящее в именительном падеже единственного числа.



результате заполнения его чаши осадочными породами. Эта территория занята главным образом пальмовыми саваннами с *Copernicia*, а также группами деревьев (называемыми местными жителями *matas*), относящихся к другим семействам, — *Curatella* (Dilleniaceae), *Byrsonima* (Malpighiaceae) и *Bowdichia* (Fabaceae). Между ними на больших пространствах растут низкие, до 50 см высотой, злаки, и поэтому такие сообщества напоминают сухие саванны. Но в этих местах выпадают обильные осадки (около 1300 мм в год), поэтому следовало бы ожидать развития сухих лесов. Значит, господство злаков определяется особенностями почв.

Развитие растительных сообществ льяносов бассейна Ориноко геоботаник Г. Вальтер объясняет присутствием в почвах затвердевших слоев латеритов, которые местами выходят на поверхность, но обычно залегают на глубине 30—80 см. Ниже этих слоев воды много, поэтому деревья рода *Curatella* и остаются зелеными. В самых верхних слоях почвы разрастаются корни злаков, они проникают только до затвердевших слоев. Неравномерное распределение деревянистых растений, по Вальтеру, обусловлено неодинаковой структурой слоев латеритов, благодаря чему лишь в некоторых местах корни в состоянии пробиться к лежащим ниже водоносным горизонтам. И если такие участки достаточно велики, воду могут получать большие группы деревьев.

Особенности почв и рост растений в льяносах Южной Америки (по Walter)



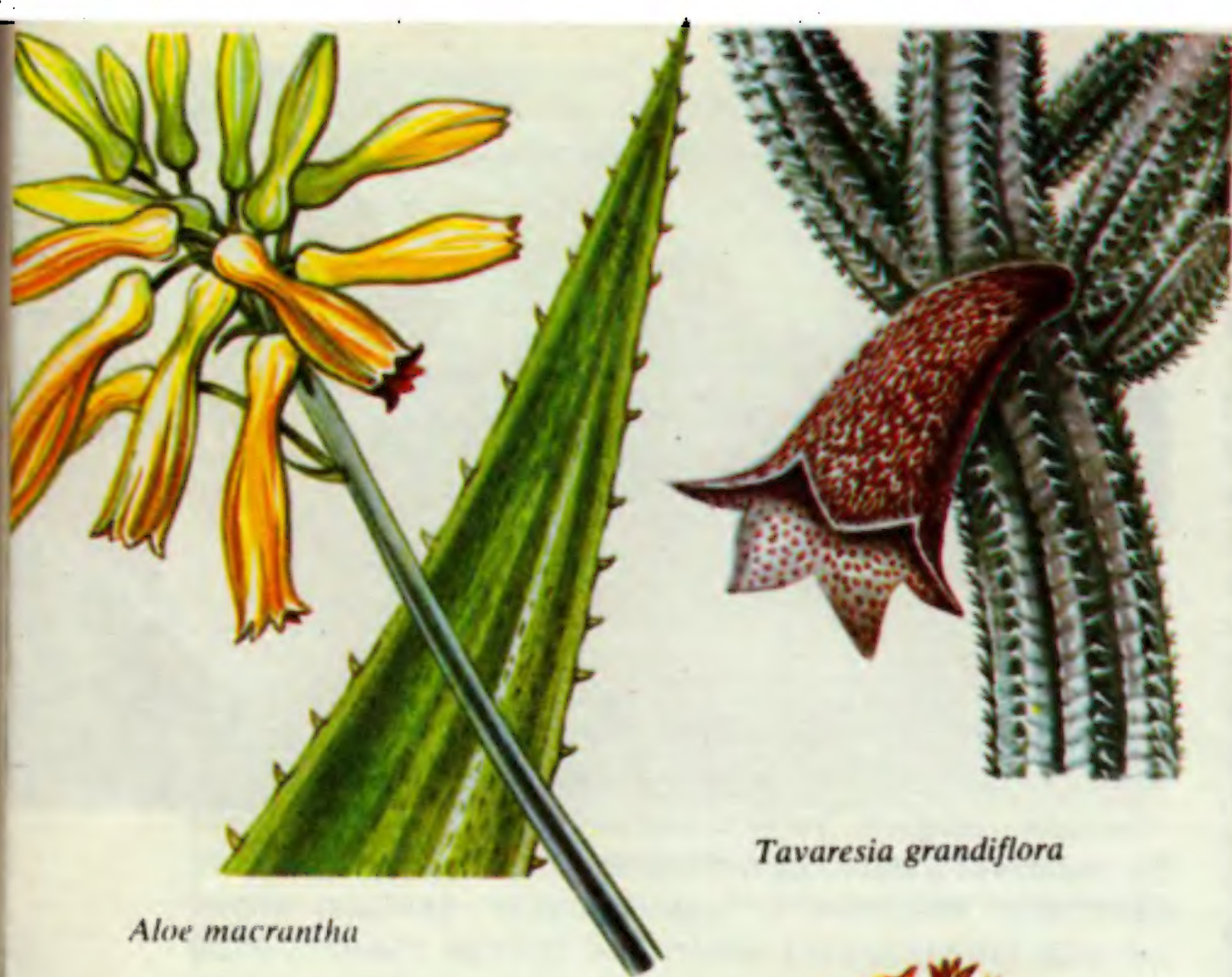
Для пальмовых саванн характерен ярус травянистых растений, образованный высокими злаками.

**Растительность скал.** Скопления камней и выходы твердых латеритов в саваннах отнюдь не редкость. Растительный покров таких своеобразных местобитаний совершенно иной. Характер растительных сообществ здесь зависит от особенностей субстрата (незначительный слой тонкозернистого грунта, потрескавшиеся скалы или щебень).

В составе одного из таких сообществ — фитоценоза, богатого суккулентами, — участвуют представители немногих семейств. Если в Америке в таком сообществе представлены преимущественно кактусы, то в Африке — внешне похожие, но не родственные им растения. Здесь стеблевыми суккулентами







*Aloe macrantha*

*Tavaresia grandiflora*

оказываются в первую очередь виды рода молочай (*Euphorbia*, семейство молочайных). Прежде всего следует назвать молочай канделябровидный (*Euphorbia candelabrum*) и крупнорогий (*Euphorbia grandicornis*). Встречаются также похожие на кактусы представители семейства ластовневых, например *Hueruia oculata*, *Tavaresia grandiflora* и др. Следует упомянуть и листовые суккуленты, из которых наиболее примечателен род *Алоэ*, включающий множество видов (например, *Алоэ macrantha* и *Алоэ rubrolutea*). Благоприятные условия существования в этом биотопе находят разнообразные сансевьерии и представители семейства толстянковых (*Kalanchoe robusta*, *Kalanchoe farinacea*, *Crassula natalensis*). Даже некоторые виды колючекустарниковых саванн приспособились к существованию на этих открытых местообитаниях и входят в состав сообществ суккулентных растений; таковы, например, *Commiphora dulcis* или *Adenium obesum* — один из самых невзрачных, но во время цветения один из красивейших кустарников.

### Растительность саванн Австралии

До сих пор мы совсем не касались саванн северо-востока Австралии. Это объясняется удивительным своеобразием растительного покрова этого континента. Зональность распределения растительных сообществ в австралийских тропических областях с летним влажным периодом выражена не столь отчетливо, как на других континентах, так как во всех зонах растут эвкалипты, а почти все виды этого рода — вечнозеленые деревья. К тому же относительно более влажные и более сухие эвкалиптовые леса внешне очень похожи. К сожалению, ненарушенные саванновые редколесья вряд ли сохранились — в этих районах фермеры уничтожили почти все деревья. Уцелевшие саванновые леса в том виде, в каком они сейчас существуют, — очень светлые, поскольку эвкалипты (главным образом *Eucalyptus platyphylla*) расположены в них редко, а отвесно свисающие листья этих деревьев отбрасывают мало тени. Особенно бросаются в глаза светлые стволы эвкалиптов, они придают деревьям внушительный вид. Вместе с эвкалиптами растут виды рода *Tristania*, *Casuarina cunninghamiana*, разные акации, не имеющие колючек, а также *Banksia integrifolia*, чья древесина вместе с древесиной других представителей семейства протейных известна под названием «австралийского платана», или «шелкового дуба» и высоко ценится. В ярусе кустарников обращает на



*Kalanchoe farinacea*

*Euphorbia grandicornis*

*Huernia oculata*

Африканские суккуленты



себя внимание замечательный внешний вид травяных деревьев (виды *Xanthorrhoea*). Поверхность почвы покрывают злаки и папоротник-орляк (*Pteridium*).

Большие пространства на северо-востоке Австралии заняты густыми зарослями ксерофильных кустарников, так называемым бригелоу-скрабом, для которого особенно характерна бригелоу-акация (*Acacia harpophylla*). Деревья здесь часто имеют форму кустарников, и их заросли напоминают сухие леса Африки и Южной Америки; пожалуй, эти растительные сообщества Австралии наиболее сравнимы с сообществами других континентов.

Искривленные, беспорядочно разветвленные стволы и приспособленные к перенесению засухи синевато-зеленые листья характерны для растений этих зарослей, в которых почти нет подроста. Но не одна лишь бригелоу-акация образует эти заросли; вместе с ней здесь развиваются и другие растения, например виды рода *Flindersia* (семейство Rutaceae). В особо густых зарослях растут австралийские бутылочные деревья (*Brachychiton rupestris*). Они встречаются не всюду, но обращают на себя внимание зелеными толстыми стволами, внешне напоминающими бутылки. Внутри континента бригелоу-скраб граничит с пустынями.



# Оглавление т.1



5	От переводчика
9	Наша зеленая планета
14	Ареалы — области обитания растений
22	Факторы окружающей среды и распространение растений
22	Влияние климата на распространение растений
31	Влияние ветра на распространение растений
37	Влияние воды на распространение растений
39	Влияние почвы на распространение растений
44	Живой мир, окружающий растения
44	Взаимовлияние растений, конкуренция
45	Опыление растений животными и распространение растений
47	Животные — распространители плодов и семян

51	Взгляд в прошлое
58	Основные этапы развития мира растений
58	Развитие флор и растительности в палеозойскую и мезозойскую эры
62	Изменения флоры в третичном периоде
64	Развитие флоры в ледниковую эпоху
68	Развитие флоры в конце ледниковой эпохи и в послеледниковое время
73	Влияние человека на мир растений
83	Изменения в составе флоры и растительности
86	Флористические царства и зоны растительности Земли
86	Флористическое районирование Земли
88	Климатические зоны и зоны растительности
94	Зона влажных тропических лесов
97	Растительность влажного тропического леса
106	Тропические влажные леса Южной Америки
109	Тропические влажные (дождевые) леса Африки
110	Тропические влажные леса Азии
111	Вторичные растительные сообщества тропических дождевых лесов
113	Мангры, или мангровые леса
116	Зона тропических областей с летним влажным периодом
120	Приспособления к засушливым периодам
123	Летнезеленые тропические леса
124	Тропическая влажная саванна
127	Тропические сухие леса и сухие саванны
130	Колючекустарниковые саванны
132	Сообщества зоны тропических областей с летним влажным периодом, зависимые от почв
134	Растительность саванн Австралии